

栄養段階の制約に基づく
食物網の進化に関する構成論的アプローチ

落合 洋文

目次

第 1 章	序論	1
1.1	食物網とは	1
1.1.1	食物網の一般的特性	2
1.1.2	食物網の特性に対する仮説	5
1.2	食物網モデル	5
1.2.1	非進化型食物網モデル	7
1.2.2	進化型食物網モデル	11
1.2.3	Amaral-Meyer モデル	13
1.3	近年の研究	15
1.4	目的	16
1.5	本論文の構成	16
第 2 章	栄養段階構造の制約が系の安定性に及ぼす影響	17
2.1	はじめに	17
2.2	モデル	17
2.3	シミュレーション実験	19
2.3.1	基本的な特徴	19
2.3.2	制約度合いを変化させた影響	21
2.4	まとめ	24
第 3 章	食物網ネットワークの進化	25
3.1	はじめに	25
3.2	モデル	25
3.3	シミュレーション実験	27
3.3.1	基本的な特徴	28
3.3.2	食物網の構造	30
3.3.3	食物連鎖長に関する特性	35

3.3.4	食物網の進化	36
3.4	まとめ	36
第 4 章	結論	39
4.1	本研究の成果	39
4.2	今後の課題	41
参考文献		43
関連発表論文		59

図目次

1.1	食物網の概要	2
1.2	ニッチモデル, 入れ子型階層モデル, 一般化カスケードモデルの概要図 . . .	9
1.3	Amaral-Meyer モデルの概要図	14
2.1	モデルの概要図	18
2.2	系の時間的变化と絶滅規模分布	20
2.3	出次数の頻度分布と入次数別の時系列変化	21
2.4	各階層に占める種数の割合と各階層における頑強性	23
3.1	モデルの概要	26
3.2	系の時間的变化	28
3.3	全種数に対する結合度の分布	29
3.4	絶滅規模の頻度分布	30
3.5	制約種と雑食種の栄養段階に関する分布	31
3.6	生産者, 中間捕食者, 最上位捕食者の割合分布	33
3.7	次数分布	34
3.8	系の持続期と食物連鎖長	36
3.9	食物網の進化	37

表目次

2.1	パラメータ θ が系の挙動に及ぼす影響	22
3.1	系の大きさ S を変更した場合の影響 (50 試行平均).	35
3.2	食物網における 7 つの特性	38

第 1 章

序論

生態系とは、生物とそれを取り巻く環境からなる系 (system) と定義され [197]，エネルギーや物質が循環する自然の系であると考えられている．生態系は，Darwin が「複雑にからみあった堤」(tangled bank) と表現しているように [46]，生態系を構成する種の間には捕食や被食，寄生といった敵対的な関係や相利的な関係など多様な相互関係が形成されている．このため，生態系における研究では，エネルギーや物質の循環を作り出している食物連鎖のネットワークである食物網が対象とされてきた [162]．

本研究では，食物網における構造と機能，安定性に関する問題が未解決であること [124]，食物網の構造の生成メカニズムについての研究についてはほとんど行われていないこと，また，食物網の構造である栄養段階に基づいた捕食活動の重要性 [210] とネットワーク構造の時間的変動の重要性 [71, 79] が指摘されていることを背景に，食物網構造を段階的にとらえた栄養段階構造と構造の構築過程を示す進化の 2 つの観点から，構造の特性が系の安定性に及ぼす影響と構造の生成メカニズム，そしてネットワークの特性を明らかにすることを目的としている．

本章では，まず最初に，食物網研究における基本的な内容と，既存研究にはどのようなものがあり，何が未解決の問題であるのかを説明する．最後に，本論文の構成について説明する．

1.1 食物網とは

食物網とは，生態系における生物と生物の捕食-被食の関係をまとめたもので [40, 59, 110]，一般に，図 1.1 に示すような食物網図や群集行列 (Jacobi 行列) によって表現される．食物網図はリンクとノードにより構成された図で，ノードは一種の生物種，あるいは，同一の捕食や被食者を共有する種の機能的な集団を表した栄養種 (trophic species) [209] リンクは結合した種間，または，栄養種間の捕食-被食関係を意味する．複雑な要因が絡みあう生態系の基本構造を抽出することのできる「食物網」の概念は，ネットワークトポロジーを考えることで生態系全体の構造と機能を明かにすることができ [40]，これまで数多くの成果をもたらして

きた [162] . このため , 食物網あるいは食物網をエネルギーや栄養物質の流れに基づいて階層化した栄養段階構造 [110] に関する一般的特性を明らかにすることは , 生態学の基本的課題となっている [198] .

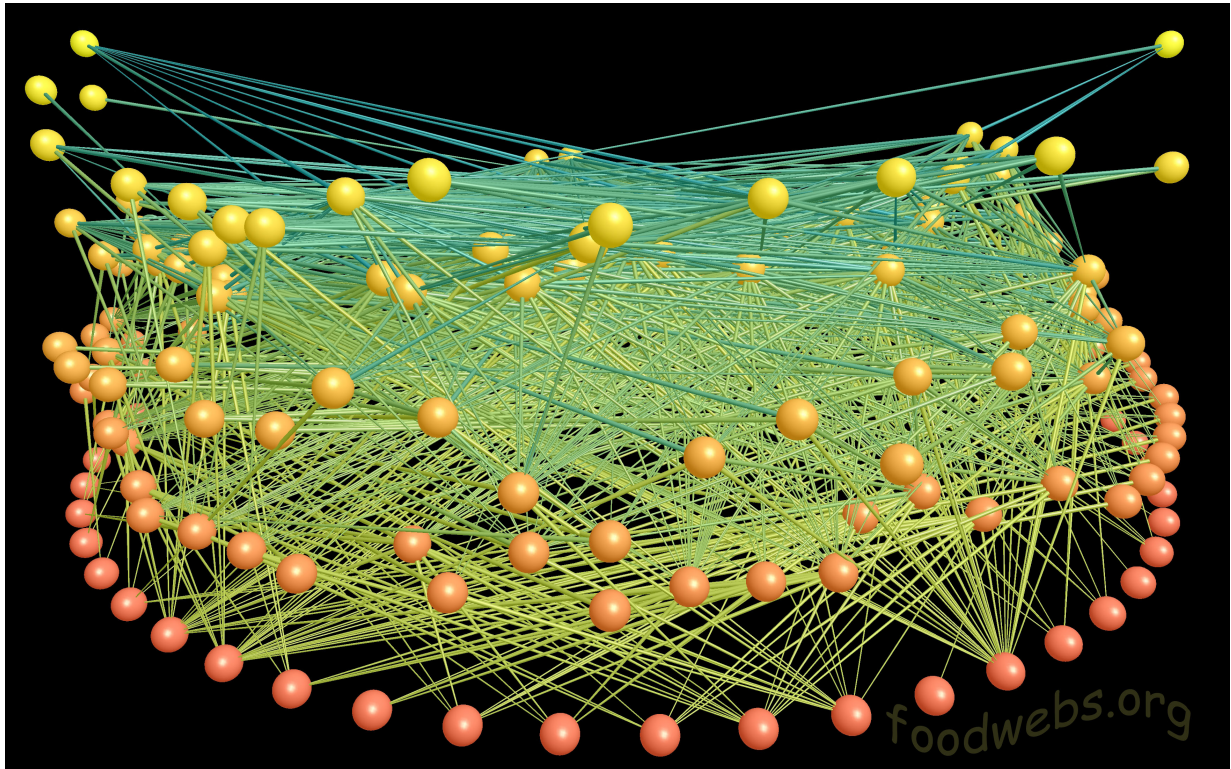


図 1.1 El Verde の食物網 [206]. ノードが種を , リンクが種間の捕食-被食関係を表し , ノードの色が薄いほど栄養段階が高いことを意味する .

1.1.1 食物網の一般的特性

食物網に対する初期の実証的分析 [24, 35, 162] と Lotka-Volterra モデル , Monte Carlo 法 , グラフ理論やそれらを組み合わせた手法により , 食物連鎖長 [26, 35, 163, 216] , 雑食種 [164, 165, 189, 217] , 食物網の区画化される度合い [123, 165, 215] , 被食者と捕食者の割合 [34, 92] , ニッチ重複構造 [35, 36, 45, 193–195] や種の豊富さ , 結合度 , 栄養段階構造 , 生息地の種類 , 数理的安定性といった特徴の組み合わせを含む多様な関係性 [5, 13, 24, 25, 38, 41, 47, 48, 123, 152, 167, 171, 211–214, 219] が調べられた [180]. その結果 , 以下の食物網構造の一般的特性が導かれている [167].

- (1) 食物連鎖長は 3 ~ 4(2.86 ~ 3.71) に限られる [24, 39, 88, 162, 179, 180].
- (2) 複数の栄養段階の種を捕食する雑食種は統計的に希少である [162, 217].

- (3) 雑食種は隣接する栄養段階の種を捕食する [162].
- (4) 昆虫とその捕食寄生者は 2) と 3) の特性の例外である [82, 162].
- (5) 食物網は生息地間で区画化されるが、生息地内では区画化されない [162].
- (6) 2 種が互いに捕食-被食関係となる循環構造は希少、もしくは存在しない [35, 40, 42, 67, 107, 162, 166].
- (7) 捕食者数に対する被食者数の比は 1 より小さい ($0.64 \sim 0.88$) [25, 34, 35, 180].
- (8) 全体の種数に対する最上位捕食者数の割合は平均で $0.29 \sim 0.46$ [25, 180] であり、他の種から捕食されない最上位捕食者、他の種から捕食し捕食される中間捕食者、他の種から捕食されるのみで自分は捕食をしない生産者の割合は $0.29 : 0.52 : 0.19$ で一定である (種のスケーリング則) [25].
- (9) 中間捕食者と中間捕食者の間、中間捕食者と最上位捕食者の間、生産者と中間捕食者の間、生産者と最上位捕食者の間、それぞれの連結数の割合は $0.30 : 0.35 : 0.27 : 0.08$ で一定である (リンクのスケーリング則) [38].
- (10) 種が捕食、被食で直接相互作用する種は 2 ~ 6 種である [35, 43, 180].
- (11) 種数が増大するほど 1 種当たりのリンク数である平均次数が増える [40].
- (12) 変動的な環境よりも安定的な環境の方が食物連鎖は長く、全ての可能な組み合わせのうち直接に相互作用する種の組み合わせの数である結合度 (connectance) が大きくなり、食物網構造が複雑化する [24].
- (13) 二次的な環境よりも三次的な環境の方が食物網構造が複雑化する [26].
- (14) 3 種以上で構成された閉じた関係のループ構造は希少である [35, 40, 42, 67, 128, 162].

しかしながら、上記のいくつかの特性に対して以下の批判が存在する [191].

- (1) Polis は、現実の食物網は報告されているよりも複雑であり、Cohen らや Schoenly らが総覧した食物網と比較して、連鎖数は長く、雑食種の存在とループ構造は一般的で、結合度は大きいことを明かにした [167].
- (2) 観測データに結合強度 (捕食量) が欠落している.
- (3) 時間的変動に関する観測データが不足している.
- (4) 排泄物や死体などのデトリタスが占める位置が明確ではない.
- (5) 複数の種をまとめた栄養種の基準が一定ではないために、観測データにばらつきが生じる.
- (6) 多くの種は成長段階や性によって食性が異なり、食物網で単一の位置を与えることは難しい.
- (7) 食物網の境界を決定することは困難である.

これらの批判は主に食物網調査の精度に関わるものであり，食物網の一般的な特性を明らかにするために，実際の種に基づいて記載の精度を高めた観測データの収集の必要性が指摘されており [37]，現在では高精度な観測データが集められている [54, 138, 207]．

Watts らと Barabási らによってスモールワールドネットワーク [203] とスケールフリーネットワーク [11] が提唱されてからは，複雑ネットワーク性の観点から，実際の観測データより得られるネットワークや食物網モデルにより個別の食物網を再現したネットワークを対象とした解析が盛んに行われている [30, 54, 72, 137, 188, 192, 207] ．

複雑ネットワーク性に関して，7つの食物網で解析が行われた結果，95% 以上の種がリンク数 3 以内で他種とつながり，“2 次の隔たり”であることが強く示唆されている [207]．また，水生と陸生の食物網における 16 の食物網を解析することで得られた次数分布 [54] がランダムモデルで得られる分布と異なることがわかっているが，それが指数分布であるのかベキ乗分布，または，その他の分布であるのかどうかについては議論の対象となっている [99, 173]．Stouffer らが構築した，後述する淡水性，海洋性，河口性，陸生の 15 の食物網の特性を再現可能なモデルからは，指数分布に近い結果が得られた [192]．

系から種を除去，または，付加することによる系全体への影響については，ランダムに種を除去する場合よりも次数の高い種を選択的に除去する方が連鎖的絶滅が引き起こされやすいことから，系がスケールフリーネットワークの特徴を有していることがわかっている [52, 55, 173, 188] ．その一方で Berlow らにより，次数の低い種を除去した場合でも大きな影響となり得ることが示されており，食物網に対して大きな影響をもち，その影響が存在量に比べて著しく大きい種であるキーストーン種 [172] の次数は高い必要がないことも明らかにされている [17]．

他の分野のネットワークとの比較では，食物網ネットワークが異なる規則で形成され，捕食や競争，競争関係の過程が独特の方法で食物網自体を制約していることから，他の型のネットワークとは異なることが指摘されている [12, 69, 136] ．また，他の生物学的ネットワークとの比較では，リンクが一方向性で出次数と入次数の分布が異なることから，他の生物学的ネットワークとは異なる特徴をもつことが示されている [30] ．

スケールフリーネットワークが形成される要因としては，優先的選択の他に確率的なノードの除去によるネットワークの進化が指摘されており [71]，1 時点の分布ではなく連続的な変化を考慮した計測による分布においてスケールフリーネットワークが現れることが明らかにされている [79]．時間的な変化については，食物網のネットワーク構造においても、ほかの複雑ネットワークと同様に，時間的に変動する可能性があり，実際，食物網のネットワーク構造の時間変動が系の安定性に寄与している可能性も示唆されている [?]．そのため，このような時間変動が，個体群動態や進化に与える影響についても明らかにする必要がある [223] ．

1.1.2 食物網の特性に対する仮説

上記の食物網構造に関する特性からは，それらの特性を生じる一般的な“規則”が作用していることが示唆され [65]，様々な仮説が提唱されてきた．ここでは特に本研究と関連する，群集を制御する要因と食物連鎖の長さが規程される要因に対する仮説を説明する．

群集が制御される要因では，栄養段階の下位からの影響 (bottom-up forces) であるとする仮説と上位からの影響 (top-down forces) であるとする仮説がそれぞれある．下位からの影響では草食動物が，質の悪い飼料や，植物の形態的または化学的な防衛によって制限されるとの主張がなされている [144, 169, 204]．一方で，上位からの影響では，捕食者が草食動物の数を規制し，その結果として草食動物が植物に与える損害が制限されるために，“世界は緑である (the world is green)” との主張がなされた [78, 199]．この仮説は，提案者である Hairston, Smith, Slobodkin の頭文字から HSS 仮説と呼ばれている．しかしながら，HSS 仮説に対しては，観測結果が仮説で期待されるものより小さいとの批判がなされており [6, 18, 22, 23, 27, 31, 134]，種を制御する要因が栄養段階のどちらからの影響であるのかは未だ解決していない [154, 168]．

生態学では食物網の初期の実証的分析により，栄養段階の階層数である食物連鎖長が $3 \sim 4$ (2.86 \sim 3.71) と短い [24, 39, 88, 162, 179, 180] ことが示されている．食物連鎖長は食物網における主要な特徴であり，生態系の管理や多様性の保全をする上で食物連鎖の長さの要因を理解することが重要になってきている [101]．生態学では食物連鎖長の長さの要因について長らく議論されてきた [14, 121, 200, 208]．

食物連鎖の長さが制限される要因としては，主にエネルギー仮説，動的安定性仮説が上げられる．エネルギー仮説とは，エネルギーが食物網上を非効率に移行するために連鎖長が制限されるというものである．この仮説からは，光合成生産性の高い環境ほど，また，冷血種の集団ほど連鎖が長くなることが予測される．動的安定性仮説とは，下層の個体群変動が上層ほど拡大されて最上位捕食者が絶滅しやすくなることで，食物連鎖長が長いほど系が不安定になるために連鎖長が制限されるというものである．この仮説からは，予測不可能な環境ほど連鎖が短くなることが予測される．多くの観測データからはエネルギー仮説が支持されているが，エネルギー仮説に関する上記 2 つの予測はどちらも観測されていない．

1.2 食物網モデル

食物網の型は主に，特定の一種を中心として形成するソース食物網 (source web：一つの生物から，それを餌とする生物，またそれを餌とする生物，と続く食物網)，最上位の一種を中心として形成するシンク食物網 (sink web：最上位の一つの生物と，その餌となる生物，また

その餌となる生物，と続く食物網)，群集内全ての関係を表現した群集食物網 (community web: ある群集におけるすべての食う-食われるの関係を表現した食物網) の 3 種類が存在し [140, 222]，食物網の一般的特性を明らかにすることを目的としたモデルでは主に群集食物網が用いられる。また，食物網の影響が伝搬する方向性から，上記のボトムアップ型とトップダウン型に分けられる。ボトムアップ型は群集の構造が下位の栄養段階からの要因に依存するものであり，基本的に生態系的観点に基づいている。トップダウン型は下位の栄養段階の構造が上位の栄養段階に属する種からの影響を強く受けるものであり，基本的に個体群動態 (population dynamics: 個体数の時間的な変動) の観点に基づいている [14]。食物網モデルでは，これらの観点に基づいてどちらかの型，もしくはその両方を考慮した型が用いられる。

代表的なモデルとして個体群動態モデル (population dynamic model) がある。個体群動態モデルは，捕食者-被食者の動態を理解することを目的として，これまで主に 2 つの系列のモデルが発展してきた [14]。最初のモデルは微分方程式に基づくが，単純なグラフモデルに強く依拠している [178]。もう一方のモデルは，差分方程式を用いて離散世代からなる奇主-捕食寄生者の相互作用をモデル化しており，厳密な数理的解析が行われてきた。

最も基本的な微分方程式モデルは Lotka-Volterra モデル [93, 116, 202] であり，差分方程式の基本モデルは Nicholson-Bailey モデル [7] である。1920 年から 1940 年は“理論生態学の黄金時代”と呼ばれ [181]，種間相互作用ネットワークの数学的な研究基盤が築かれた [156]。特に重要な発展は，Peal が Verhulst のロジスティック式を再発見し，相互作用する集団に拡張したことである [70, 100]。捕食者-被食者間相互作用の安定性には，上記の研究の応用可能性から大きな注目が集まった。他の重要な発展は，この栄養性相互作用を背景に，捕食者が消費する割合に応じて被食者の密度が変化する消費者の機能的応答 (functional response) の概念が導かれ [85]，Rosenzweig と MacArthur により数理的解析がなされた [178] ことである。そして，May や Levins による画期的な研究 [108, 109, 123, 127] を含め，任意の種が相互作用する大規模な系に対して数学的研究 [68] が行われるようになった。

May と Levins は，それぞれ異なる数学的技法を用いて，群集全体の安定性が種間相互作用の数と強さに強く制限されることを示した。しかしながら，これは種や相互作用の数が増えるほど群集の安定性が低下することを意味し，それまで一般的であった Elton の見解 [60] と相反する結果であった。この数学的な事実は生物学的な洞察と結びつけることが難しく，“複雑性-安定性論争”として現在まで続いている [131]。上記の論争とは別に，May や Levins による研究は生態学だけでなく生物学においても，相互作用ネットワーク構造と系の安定性との関係性を研究するため，ネットワーク理論 (グラフ理論) を取り入れた力学系モデルを用いる [84, 115] 重要な段階へと移行する契機ともなった。

これまでに提案されたモデルを大きく分けると，種間相互作用による挙動や食物網の特徴の再現性に重点を置いた非進化的食物網モデル [41, 63, 120, 209, 213] と，進化過程で現れる食物網の特徴を解明することに重点を置いた進化的食物網モデル [29, 51, 66, 80, 106, 114, 132, 151, 171]

が提案されている．食物網研究に関わるこれら 2 つのモデルそれぞれについて以下に記述する．

1.2.1 非進化型食物網モデル

非進化型食物網モデルでは対象とする時間スケールが短期間であり，種数の変動や特定の食物網を形成し，それぞれは上記で述べた個体群動態モデルと静的モデルに分けられる．

a) 静的モデル

静的モデル (static model) は，実際の個別の食物網でみられる特徴を再現することを目的としたモデルである．現在までに，主に後述のカスケードモデル (cascade model) から派生したモデル [1, 33, 192, 209, 210] が提案され，種数と結合度の 2 変数のみを基に食物網の特性に対して高い再現性を示すことが示されている．

なお，これらの静的モデルは，観測データに基づく絶滅のシミュレーション [2, 55, 56, 133, 158, 188, 190] と，動的なモデルに基づく絶滅のシミュレーション [21, 21, 57, 94, 95, 158, 160, 161] の溝を埋める手法として現在注目されている [53] ．

食物網構造の一般的な特性を導く研究や，近年の複雑ネットワーク性に関する研究に主に用いられている 4 つのモデルについて具体的に紹介する．

a).1 カスケードモデル Cohen らは，1985 年から 1990 年にかけて公表した “A Stochastic Theory of Community Food Webs” と題する 6 編の論文 [36, 39, 41, 43, 44, 146] で，カスケードモデルによって食物網でみられる規則の統一を図った．Cohen らが規則の統一のためにカスケードモデルを提案した理由は，ランダムグラフ理論 [61] に類似する動的さを除外した確率的な手法によって，観測される食物網構造の現象を最小の仮説で説明するためである．なお，カスケードモデル以前にも食物網構造を形成する単純なモデル [35, 159, 162, 194, 218] による試みがなされていたが，その多くが実際の傾向を予測するには不十分であった．

このモデルは，種間に順列を仮定し，下位の種は上位の種を食うことができず，上位の種は一定の確率で下位の種を捕食する規則であり，具体的な内容は以下のとおりである．種数 S と結合度 $C = L/S^2$ の 2 変数に基づき， $[0, 1]$ の範囲の一次元上に S 種をランダムに配置し，各種は配置された値より低い値に存在する種を確率 $P = 2CS/(S - 1)$ で捕食する．

カスケードモデルでは，小規模以外の食物網では種数のリンク数の比率に現れる定量的な規則を再現することが可能だが，種数やリンク数の少ない小規模な食物網では再現することができないことが明らかになっている．また，このモデルによって構成される食物網ネットワークが，スケール普遍性をもつことを示されている [44] ．

a).2 ニッチモデル ニッチモデル (niche model) は，Williams と Martinez がカスケードモデルを拡張することで提案したの単純モデルであり [209]，カスケードモデルの捕食規則

を緩めることでループや共食い関係が構築可能となることを目的としている．このモデルからは，食物網ネットワークにおいて，最上位消費者・中間種・生産者の種数の比，食物連鎖の長さ，および雑食種の割合などのさまざまな食物網の指標が求められた．

モデルは以下のように構成される（図 1.2 a 参照）．まず，各種のニッチ（種が食物連鎖の中で占める生態的地位）の位置関係を一次元上に配置したときの座標を表すニッチ値 $[0, 1]$ の範囲に S 種をランダムに配置する．種 i のニッチ値が n_i であるとき， $[r_i/2, n_i]$ の範囲でランダムに中心 c_i をとった場合に，中心 c_i から $r_i = x \cdot n_i$ と定義される r_i の範囲に存在する全ての種を捕食する． x は確率変数であり，この確率密度関数は $p(x) = \beta(1-x)^{\beta-1}$ で表され， β は結合度 C から $\beta = (1/2C) - 1$ で表される．

ニッチモデルでは，カスケードモデルでは形成されないループ関係や共食い関係が形成され得る．また，観測データで得られた種数と結合度を用いることで，実際の 7 つの食物網の以下の 12 の性質を予測する能力が高いことが示されている．

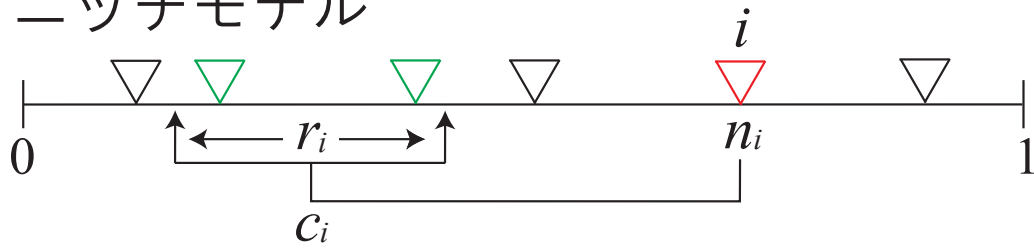
- 生産者と中間捕食者と最上位捕食者の割合
- 1 捕食者当たりの平均被食者数（generalization）
- 1 被食者当たりの平均捕食者数（vulnerability）[179] の標準偏差，
- 2 種間の栄養的な類似性
- 食物連鎖長の平均と標準偏差と対数値
- 共食いとループの存在割合
- 雑食種の存在割合

a).3 入れ子型階層モデル 入れ子型階層モデル（nested-hierarchy model）は，Cattin らがニッチモデルを拡張することで提案した単純モデルであり [33]，系統発生上の制約を反映させることによってニッチ値における非連続な捕食を可能とすることを目的としている．

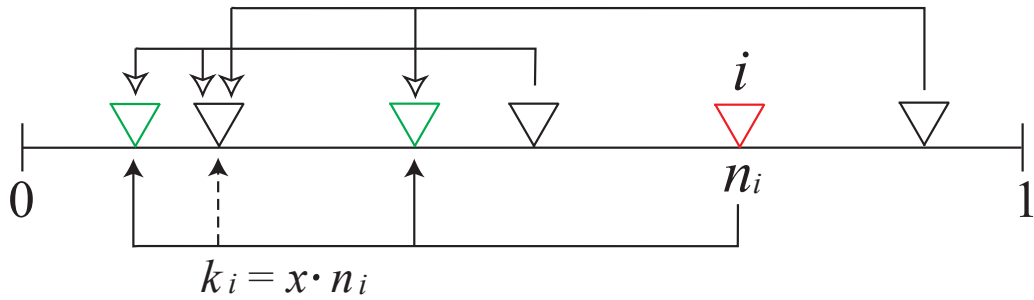
モデルは以下のように構成される（図 1.2 b 参照）．種 i の捕食する種数 k_i は $k_i = x \cdot n_i$ により求まり，ニッチモデルにおける捕食する種数の分布と同じ分布を形成する．捕食対象の選択は次の 2 つの規則にしたがう．

(i) — 種 i の最初の捕食対象である種 j はニッチ値が n_i より小さい全ての種からランダムに選択される．種 j が他の種に捕食されていない場合，種 i は再度ニッチ値が n_i より小さい全ての種からランダムに捕食対象を選択する．種 j が他の種に捕食されている場合，種 i は種 j を捕食する集団に加えられる．種 j を捕食する集団では，少なくとも 1 種が種 j を捕食しており，かつ，全ての種が捕食対象を少なくとも 1 種以上共有している．種 i の次の捕食対象は，この種 j を捕食する集団が捕食している種の中からランダムに選択される．捕食される集団が k_i 未満で捕食対象が不足するとき，不足分の捕食する種はニッチ値が n_i より小さく他から捕食されていない種からランダムに選択される．

a. ニッチモデル



b. 入れ子型階層モデル



c. 一般化カスケードモデル

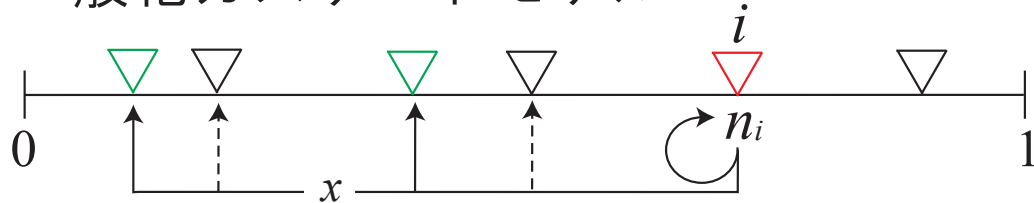


図 1.2 ニッチモデル，入れ子型階層モデル，一般化カスケードモデルの概要図．逆三角形が種を表し，赤の種が捕食対象を選択する概要を示す．なお，緑の種が捕食対象として選択された種を意味する．a) ニッチモデルの概要図．b) 入れ子階層型モデルの概要図．上側の矢印は他の種での捕食対象を，下側の点線の矢印は潜在的に可能であった捕食を，下側の実線の矢印は実際に選択した捕食を表す．c) 一般化カスケードモデルの概要図．点線と実線の矢印の意味は b) と同様である．

(ii) — ニッチ値が n_i より小さい種を全て選択しても捕食対象が不足している場合，捕食対象はニッチ値が n_i 以上の種となる．

実際の食物網データでの 12 の特性を各モデルによるシミュレーションで推定したところ，ニッチモデルはカスケードモデルに比べて数値が一桁正確であった．入れ子型階層モデルとニッチモデルで同様の結果が得られたが，入れ子型階層モデルはニッチモデルに比べて，実際の食物網で見られる全体的なパターンをよく表すことが示されている [33]．

a).4 一般化カスケードモデル 一般化カスケードモデル (generalized cascade model) は，Stouffer らがカスケードモデルを一般化することで提案した単純食物網モデルであり [192]，

必要最低限の指数関数的な要素をもったモデルを構築することを目的としている。

モデルは、以下のように構成される（図 1.2 c 参照）。まず、ニッチ値 $[0, 1]$ の範囲に S 種をランダムに配置する。次に、種 i が $n_j \leq n_i$ を満たす全ての種を、 $p(x) = \beta(1-x)^{\beta-1}$ を確率分布とする確率 x で捕食する。

一般化カスケードモデルでは食物網のいくつかの特徴がよく再現されているが、他の多くの特徴に対する検証はなされていない [210]。

b) モデルからの帰結

初期の個体群動態モデルでは、数学的に普遍的なものとして、種数または種間相互作用強度、作用数のいずれか一方が増大すると、種数変動の拡大、もしくは、攪乱への対処能力の低下、またはその両方の意味において系が不安定化することが明かにされた [122, 125]。

また、3 種以上からなるロトカ・ボルテラ型の単純な個体群動態モデルでは、不安定平衡点を出た軌道が別の不安定平衡点を出た軌道に収束するヘテロクリニックサイクル [130]、連続系において現れる閉曲線状のアトラクタであるリミットサイクル [153]、状態が一意に定まらない系であるカオス [73, 81, 201] など、2 種系とは本質的に異なる複雑な挙動を示すことが明らかになった。

静的モデルでは、Stouffer らが一般化カスケードモデルの構築を通して、モデルの観測データを再現する能力が基本的に以下の 2 つの条件を満たすことによって決定されることが示した [192]。

- (1) 種のニッチ値が比較可能（全順序集合）である。
- (2) 各種が捕食する種数がニッチ値の低い種の割合に基づいて指数関数的に減衰する。

一方で、ニッチモデルのニッチ値で近接した種を捕食する制約を緩和した他のモデルでは、総合的に能力が悪くなることが指摘されており [210]、捕食における栄養段階に基づく性質が重要な要素であることが示唆される。

なお、静的モデルでは、モデルにより予測される構造と観測されている構造に相関がないことから、このモデルでは構造的な安定性の多様性を生ずる重要な要素をとらえることができず、構造の安定性において観測されている多様性は再現することができないことが指摘されている [65]。また、食物網において結合度は、種に固有な性質や捕食活動を制御する要素を反映した変数に依存したものであって、結合度を入力値とする行為は他のネットワーク理論の分野で一般的であっても、食物網に対して用いることは人為的な行為であると考えられる。このことから、食物網のトポロジーに対する予測や説明を一層進展させるためには、他の要素に基づいた根本的に新しいモデルが求められている [65, 210]。

1.2.2 進化型食物網モデル

進化型食物網モデルでは時間スケールが長期のものを対象としており，食物網における種の増加方法によって，アセンブリモデルと種分化型モデルに分けられる．

a) アセンブリモデル

アセンブリモデルは，外界にある種のプールから種が侵入し，内部の種が絶滅することで食物網が時間的に変化するモデルである．実際の生物群集の動態は，種の侵入と絶滅を通して種の入替わりが生じる，連続的な発展過程にあることが予想される [76]．このため，個体群動態に対する理論的研究は生物群集の集合状態の理論に対する研究へと推移し，安定した群集の形成過程とその影響を明らかにするためにアセンブリモデルが提案された [49, 66, 80, 106, 141, 161, 171]．

アセンブリモデルには，単純な Lotka-Volterra モデルを用いたもの [32, 50, 83, 112] から，Lotka-Volterra モデルを一般化して大規模な進化を用いたもの [51, 114, 132] やエージェントベースモデルによるもの [86] まで様々な型が存在する．これらのモデルでは，食物網のネットワーク構造が一般的に明確には考慮されておらず，実際の食物網で観測されているようなランダムではない構造 [54] を，組み立てられた群集がもっているのかどうか検証した研究はほとんどない．

Lotka-Volterra モデルを用いた多くのモデルは Pimm のアセンブリモデル [161] を拡張したものである．Pimm のアセンブリモデルでは，ランダムに構成された種プールからランダムに種を選択し，選ばれた種は連続的に群集に入れられる．種が侵入する際には，侵入種の絶滅，二次的な絶滅を引き起こす侵入，二次的な絶滅を引き起こさない侵入のいずれかの侵入による結果を評価することで安定性を解析する．

なお，アセンブリモデルは，既存の種の動態が作用する局所群集のスケール (local scale) と潜在的な種プールが存在するメタ群集のスケール (regional scale) との間の固有な差異を導出するため，群集の発展過程を調べるのに役立つモデルとされている [175, 176]．そして，群集の創発的な特性において，局所群集の動的な変化が果たす役割と，地域の種のプールが果たす役割の両方をみることが可能となる [141]．

b) 種分化型モデル

種分化型モデルは，存在する種が種分化，絶滅することで食物網が時間的に変化するモデルである．なお，これまでに説明したモデルでは実際の食物網に存在する食物網を対象にする場合もあったが，種分化型モデルでは一般的に抽象化された種が対象となる．

種分化モデルについては，Kauffman が“進化とは自己組織化臨界現象なのではないか”と

いう考え [96] を述べてから，その考えに取り組む多くの研究がなされた [9, 10, 29, 103, 155, 177, 184, 185]. 基本的な要旨は，食物網の互いに相互作用する種は，自然の変化と遺伝的多様性とが組み合わさることで共進化的雪崩 (coevolutionary avalanches) と呼ばれる大規模な進化的擾乱を引き起こし得る，というものである [147].

b).1 NK, NKCS モデル NK モデルは，Kauffman により提案されたもので，適応度に寄与する遺伝子間の結合を変化させることで，適応度の高低を地形上の高さ，地形上の位置を生物の表現型，そして，地形上の移動を進化として表現した概念的な地形である適応度地形の複雑さを明示的に調整できる最初の数理モデルである [97]. このモデルには全部で N 個の遺伝子があり，各遺伝子が K 個の他の遺伝子と関連することで生物種としての適応度が決まる．これにより，NK モデルは遺伝子間の適応度に対する優位性をとらえることができ，遺伝子間の結合効果の複雑さをモデル化している [96].

NKCS モデルは，NK モデルを拡張したもので，複数種の適応度地形が互いに結合しており，任意の種での適応度の変化が関連する他の種での適応度の変化を引き起こすといった，生物種の共進化をとらえたモデルである [97]. 各種は N 個の遺伝子で表され，各遺伝子は他の遺伝子 K 個と関連する．さらに，各遺伝子は，他の S 種における C 個の特質にも関連する．なお，このモデルは自己組織化臨界現象の概念を食物網のモデルに導入した最初のモデルである [74].

b).2 Bak-Sneppen モデル Bak-Sneppen モデル (以下 BS モデル) は，Bak と Sneppen が化石記録に見られる絶滅の断続的な構造 [58] を説明することを目的として，一次元上に配置された相互作用ネットワークを食物網として想定することで提案されたモデルであり [10]，これまでに多様な解析的，数値的手法による実験の対象とされてきた [183]. BS モデルは，絶滅規模分布 (avalanche size) がベキ乗則を示す大規模な共進化型モデルであるが，構造はその特徴を解析的に理解できるほど十分に単純化されている [148].

モデルの内容は，内部状態を有する種が周期境界条件を満たす一次元上に配置され，内部状態が最小の種 i と種 i が相互作用する種 $i-1, i+1$ の内部状態のみが一様乱数で更新されるというものである．これらの規則は，相互作用の及ぶ範囲の種における表現型の変化が，結合適応度地形の形状の変化を導く過程をモデル化していると考えられる [145].

c) モデルからの帰結

May らによる群集相互作用ネットワークの研究が進展するのと同時期に，MacArthur と Wilson による島の“生物地理学の理論 [117]”が大きく注目された．後に Hubbell により“生物多様性学と生物地理学の統一中立理論 [87]”へと拡張されたこの理論では，種数が移入と絶滅の間の動的なバランスによって決まるとしている．その結果として得られる統計的状态は，動的平衡 (dynamical equilibrium) と呼ばれる．

Pimm によるアセンブリモデルの研究からは、同じ種プールからの侵入でも異なる順序では異なる群集が構成されることが示され、群集を構成する歴史的な過程の重要性が強調された [50, 113, 142]。さらに、順序によっては、種プールからの他の種の侵入に抵抗する群集へ至る可能性がある [32, 141]。抵抗する度合いは、侵入種の最初の密度や侵入した種数といった要素に依存して変わる場合があることが明らかにされている [83]。

アセンブリモデルにより得られた知見をまとめると、群集形成には次の要素が影響することが示されている。

- (1) 群集の多様性
- (2) 局所群集間の分散と種の移入順序
- (3) 一次生産性と擾乱などの環境の影響
- (4) 群集内部の種間相互作用

また、群集への侵入が成功する可能性が時間とともに減少する傾向があることが示されている。

BS モデルでは、その挙動はネットワークのトポロジーに依存しないことが示されている [104, 139]。また、BS モデルに種間の結合強度を導入したモデルでは、結合強度を変化させることで集中型のネットワーク、スケールフリー性をもつネットワーク、ランダム型のネットワーク、とそれぞれ異なったトポロジーを示すことが明らかとなっている [145]。

進化型食物網モデルでは一般的に、絶滅した種数に基づく絶滅規模の分布がべき乗則 (power law) にしたがうことが示され、自己組織化により臨界状態に到達する自己組織化臨界現象を起こすことが明らかとなっている [8, 96–98, 151]。

1.2.3 Amaral-Meyer モデル

Amaral と Meyer によって提案された Amaral-Meyer モデルは、本研究で用いるモデルに関与するため、上記のモデルの節とは分けて説明する。

Amaral-Meyer モデル (以下 AM モデル) は、進化的食物網の種分化型モデルに分類され、化石記録にみられる現象を説明するのに種間競争は基本的に関与しないという仮説を検証することを目的として、生態学的な特徴が極めて単純化されたモデルである [151]。進化型食物網モデルの多くは、絶滅が種間競争の結果として起きることを前提するが [10, 147, 150, 184–186, 205]、AM モデルでは、絶滅は確率的に起きることを前提とする。上記の仮説は、競争が群集内の個体レベル (小進化) では重要な役割を果たすが、種の安定性レベル (大進化) には関係しないというダーウィンの述べる競争 [75] の内容とは矛盾しない。

なお、モデルにおける種は、生殖的隔離による種間の独立性を重視した生物学的種概念ではなく、検証対象である化石記録で採用されている古生物学的種概念に基づいている。化石にお

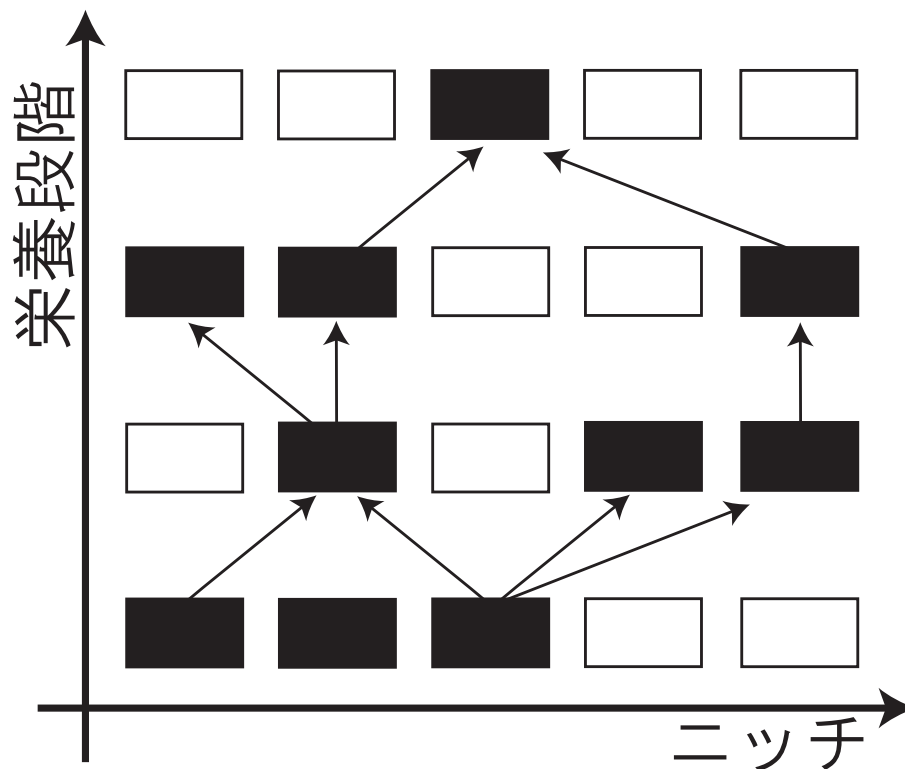


図 1.3 Amaral-Meyer モデルの概要図. 白い四角が空白のニッチを, 黒い四角が種によって占められるニッチを, 矢印が捕食-被食関係を表す. また, 縦軸にそって高い位置に存在するほど, 栄養段階中の種の位置が高いことを意味する.

ける種の分類について古生物学では, 繁殖隔離の有無を調べるための繁殖実験を行うのは不可能, かつ, 行動や生理学的な情報もないことから, 形態的な特徴に基づく分類を行っている. 現在生息している種の分類においても, 無性生殖種や他の生物種との交配能力がわかっていない多くの有性生殖種について生物学的種概念は適用することは難しく, 分類学者は, 通常, サイズやその他の構造的な特徴を重視した形態学的種概念に基づき分類している. そのため, モデルにおける種概念が古生物学的種概念に基づくものであっても, モデルの妥当性は失われな

a) モデル

AM モデルは, L 層の栄養段階と各階層に存在する N 個のニッチ (生態学で用いられるニッチは抽象的な概念であり, 生物が個体群を維持するのに必要なすべての環境条件と資源をひとまとめにしたものと定義される), そして, そのニッチを占める種により構成される. なお, 栄養段階の最下層に存在する種は独立栄養生物を意味し, それ以上の階層に存在する種は従属栄養生物を意味する. モデルは最下層に N_0 種が存在するところから始まり, 以下の種分化と絶滅の規則に基づき更新される.

(i) — 種分化：各種は確率的に種分化を起こし、新しく生じる種は同じ、もしくは、隣接する栄養段階のニッチの中からランダムに選ばれたニッチに位置する。ただし、選ばれたニッチに既存の種が存在していない場合に限られる。捕食対象は1栄養段階下の階層に存在する種の中から最大で k 種がランダムに選ばれる。なお、ニッチの位置自体に意味はなく、類似した種が隣接ニッチに位置する必要はない。

(ii) — 絶滅：栄養段階の1番下に存在する種が確率的に絶滅を起こす。このとき、捕食対象が全て絶滅した種も連鎖的に絶滅を起こす。

b) 結果

AM モデルからは、化石記録と同様に、種分化種数と絶滅種数との間に相関が存在し、絶滅種数の規模と頻度分布（両対数）を示した絶滅規模の頻度分布ではベキに従う（ベキ指数： $\tau = 1.97 \pm 0.05$ ）という結果が得られている。なお、海洋生物の化石記録では、絶滅規模の頻度分布における指数値が $\tau = 2.0 \pm 0.2$ のベキ乗分布を示す [182] ことがわかっている。

1.3 近年の研究

Bolnick らは、種内や種間の関係性の変動は食物網において重要な影響を及ぼしており、従来の食物網モデルではこれらが考慮されていないと指摘している [20]。また、Mougi らの研究においても種間の関係性に関する重要性について述べられている。Mougi らは敵対的な関係と共生的な関係性を含む数理モデルを構築し、系において異なる種間関係性が存在する場合には複雑な群集は自律的に安定するものの、系に単一の種間関係性しか存在しない場合は不安定となることを示し、多様な種間の関係性が生態群集の動態を理解する上で重要な要素であり、かつ、生態群集の安定性を維持するための基本的な要素であることを示している [143]。May のモデル [126] を拡張した Allesina らの研究においても、捕食-被食の関係は系の安定性と複雑性に寄与し、共生・競争的な関係は系の不安定性に寄与するという結果を示している [3]。同様の主張は Ings らや Fontaine らの研究においても主張されており、自然界に存在する種の大半は異なる種に対して異なる関係性を構築しており、結果として異なるネットワークを形成しているとしている [64, 90]。

リンクネットワークを取り入れることの重要性については、インターネットに関わる研究や生物の代謝に関わる研究において近年強調されてきており [28, 89]、食物網における研究においてもネットワークによる研究手法の有効性が指摘されている [64]。

また、実際の食物網の調査では、天候の変化や人為的な活動が、植生の光合成の総量である純生産量と植生自体の呼吸量の差を意味する純一時生産力に及ぼす影響について研究がなされている [15, 19, 62, 77]。

さらに、理論モデルと実際の食物網の調査を比較した研究もされている [118]。

1.4 目的

現在までに，食物網構造に対して上記の多様なモデルを用いた多くの研究がなされているが，May が生態学の未解決問題 [124] として，複雑さと安定性の関係解明と食物網構造を決定する進化的および生態学的要因の解明を上げているように，構造と機能，安定性に関する問題は未解決である．また，食物連鎖長が比較的一定，もしくは，比較的短い原因を解明することも生態学研究の中心的な課題 [124] となっており，複雑ネットワーク性に対する議論も存在する．さらに，構造の生成メカニズムについての研究についてはほとんど行われておらず，構造からもたらされる機能についても，特定の食物網を対象とした種間，栄養段階間にみられる相互作用の性質を明らかにする研究は行われているが，一般的な結論を導くに至っていない [129] ．

一方で，ニッチモデルと他の静的モデルとの比較から栄養段階に基づく捕食活動の重要性 [210] と，ネットワーク構造の時間的変動の観点からネットワークの進化的側面における重要性 [71, 79] が指摘されている．

そこで本研究では，エネルギーや栄養物質の流れから食物網構造を段階的にとらえた栄養段階構造と栄養段階の構築過程を表す進化の 2 つの観点から，構造の特性が系の安定性に及ぼす影響と構造の生成メカニズム，ネットワークの特性を明らかにすることを目的として，食物網の基本的な特徴に基づいた単純な進化型ネットワークモデルを構築して実験を行う．

1.5 本論文の構成

本論文の次章以降の構成は次の通りである．2 章では，栄養段階構造の制約が系の安定性に及ぼす影響について議論する．3 章では，2 章で構築したモデルを進化的側面に重点を置いたモデルへと改良することで，食物網ネットワークの進化と食物網におけるネットワークの特性について議論する．4 章で研究を総括するとともに，今後の展望を述べる．

第 2 章

栄養段階構造の制約が系の安定性に及ぼす影響

2.1 はじめに

一般に食物網は食物網図や群集行列によって表現され、これらのネットワークのトポロジーを考えることで生態系全体の構造と機能を明かにすることができる [40]。食物網をエネルギーの流れに基づいて段階化した栄養段階の構造に関する一般的特性を明らかにすることは、生態学の基本的課題となっているが、栄養段階構造の特性が食物網のトポロジーやダイナミクスにもたらす影響は未だ明らかにされていない。そこで我々は、この栄養段階構造の特性である栄養段階に関わる制約が食物網の挙動に及ぼす影響を調べるため、完全に制約のあるネットワーク (1.2.3 節の AM モデルに相当する) から完全に制約のないネットワークまで系が固有にもつ制約度合いを 1 つのパラメータで連続的に変化させることのできるネットワークモデルを提案し、解析を行う。

2.2 モデル

モデルの概要を図 2.1 に示す。エネルギー源として太陽を意味する特別なノードが 1 つあり、他はすべて種を表すノードである。有向リンクは太陽や 1 つの種から他の種へのエネルギーの流れを表している。栄養段階は生物の強さ（上の階層ほど強い）ことを意味しているのではなく、エネルギー経路の長さ（上の階層ほど遠い）ことを意味しており、各種が属する栄養段階の階層数は、階層数を 0 とする太陽からの最短距離により定義される [51]。なお、階層数が 1 である種は太陽からのリンクなしに存在することができないことから独立栄養生物に対応し、他の階層数の種は従属栄養生物に対応する。また、食物網の基本的な特徴として、複数の栄養段階から捕食をする雑食種 [164] と、1 つ下の栄養階層からのみ捕食をする種の存在が

ネットワークの変化は他のいくつかのモデル [29, 114, 151, 171] と同様に，種分化と絶滅によって引き起こされる．モデルは，0 ステップで 1 階層目に $N^1(0)$ の種がいる状態から始まり，以下の規則にしたがい展開する．

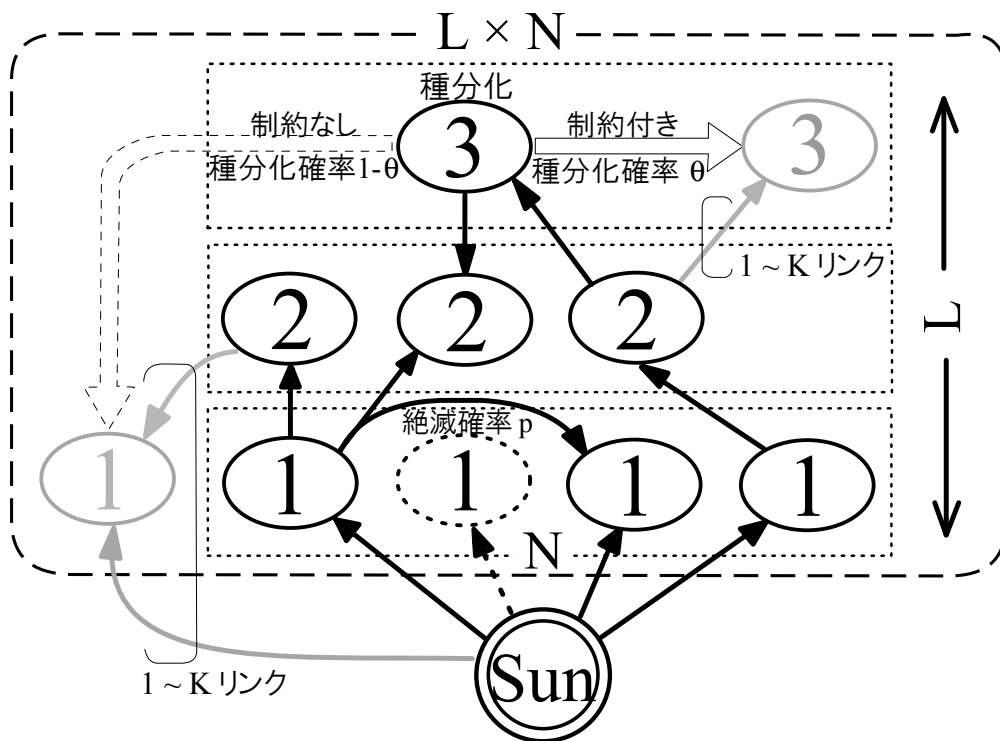


図 2.1 パラメータが $K=3$, $L=3$ and $N=4$ の場合の概要図. 円が種を, 数字が栄養段階数を, 矢印が捕食-被食関係を表す. 点線の円は絶滅する種を意味し, 薄い円と矢印は種分化により生じた新種を意味する.

(i) 種分化 — すべての種が確率 μ で種分化を行う．種分化により発生する新しい種は確率 θ で制約種となる．制約種の場合，まず，種分化先の階層を $l-1, l, l+1$ 階層目からランダムに 1 つ選択する．そして，選んだ階層 l' で空いているニッチからランダムに 1 箇所を選択して，新しい制約種ノード $s_r^{l'}$ を作る．ただし，階層 l' の種数 $N^{l'}$ がニッチ数上限 N_L に達している場合と，系に存在する全種数 N_S が系の大きさ S に達している場合には，階層 l' に空きニッチが存在しないため種分化は行わない．また，栄養段階の上限 L を越えた階層には種分化は行われない．次に，新種 $s_r^{l'}$ は 1 段下の $l'-1$ 階層目に存在する種 $s^{l'-1}$ からランダム

に k 種 ($1 \leq k \leq K$) 選び, それぞれに捕食リンクをはる. ただし, $l' - 1$ 階層目に存在する種数が $N^{l'-1} < k$ である場合は, 階層 $l' - 1$ に存在する種全てにリンクをはる. つまり, 新種 $s_r^{l'}$ の捕食リンク数は $k = N^{l'-1}$ となる.

制約種が受ける上記の栄養段階構造の制約はそれぞれ具体的には以下のことを表している. 各階層における種数の上限は環境的な制約を, 新種の階層が親種の隣接栄養段階に限定され, 捕食者の被食対象が 1 つ下の階層に限定されることは生物学的な制約の影響を表している.

確率 $1 - \theta$ の場合は, 新しい雑食種ノードを作り, 系に存在するすべての種を対象に捕食リンクをランダムに k 本 ($1 \leq k \leq K$) はり, 太陽からの最短距離で栄養段階の階層数 l'' が割り当てられ, 新種 $s_o^{l''}$ となる. 雑食種は栄養段階の制約を受けないためニッチ数上限 N_L は種分化に影響しない. しかし, 系に存在する全種数 N_S が系の大きさ S に達している場合には, 系に空きニッチが存在しないため種分化は行われない. また, 栄養段階の上限 L を越えた階層には種分化は行われない. なお, 捕食リンク数が $k > N_S$ であるとき, $s_o^{l''}$ の捕食リンク数は $k = N_S$ となる.

(ii) 絶滅 — 最下層の種 s^1 が確率 p で絶滅する. 絶滅した種に捕食リンクをはっている種は, その捕食リンクを失う. これにともない, 捕食リンクをすべて喪失した種は絶滅し, 連鎖的な絶滅が起きる. 最下層の種 s^1 の確率的な絶滅は, 天候や地理的な変化などにもなう種の予測不可能な絶滅を意味する [53, 174].

2.3 シミュレーション実験

実験に用いたパラメータはそれぞれ, 系の大きさ $S = 600$, ニッチ数上限 $N_L = 100$, 栄養段階数 $L = 6$, 最大捕食リンク数 $K = 3$, 絶滅確率 $p = 0.01$, 種分化確率 $\mu = 0.02$, である. これらは実際の食物網で観測されている特徴を基に設定している [105, 149, 157].

制約度合いを調節する θ を用いることで, 系がどのように制約の影響を受けるのか調べ, 実験結果を化石記録と比較する.

2.3.1 基本的な特徴

まず, θ 全体を通して共通する基本的な特徴を示す. 当モデルが $\theta = 1.0$ のとき, Amaral らのモデルと一致する. Amaral らのモデルでは, 1 ステップで生じた絶滅の数から求まる絶滅規模の頻度分布が, $p(x) \propto x^{-\tau}$ の直線に近似することができるベキ乗則にしたがい, 種分化種数と絶滅種数に強い相関があることがわかっている [151]. 実験からは, γ の値以外, θ 全体を通して Amaral らのモデルと同様の結果が得られた. 代表的な例として, 以下に $\theta = 0.6$ の場合の結果を示す.

図 2.2 上に 512 ステップごとの種分化種数と絶滅種数, 全ステップの全種数 N_S と制約種数

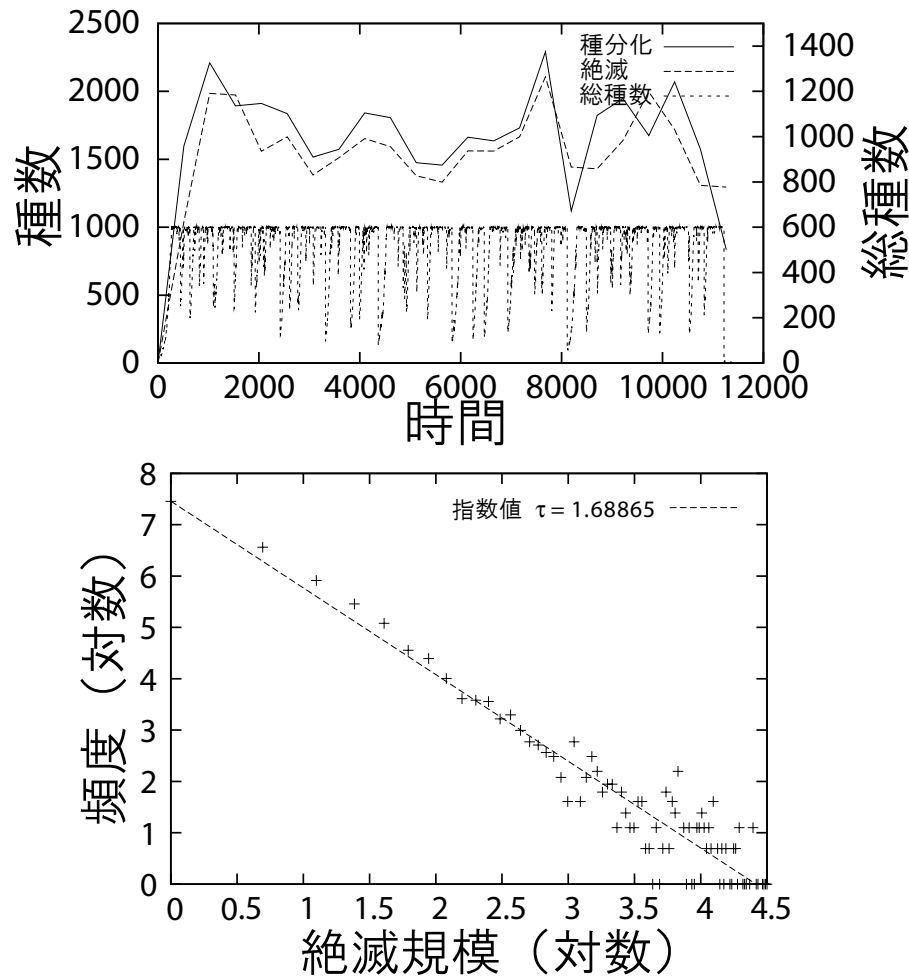


図 2.2 系の時間的变化と絶滅規模分布．上图) $\theta = 0.6$ の場合での総種数と種分化数，絶滅数の時間的变化．種分化数と絶滅数は 512 ステップ毎の積算値である．下图) $\theta = 0.6$ の場合での絶滅規模 (avalanche size) の頻度分布 (両軸は対数)．

N_r の時間的变化を示す．同図より，種分化種数と絶滅種数に強い相関があり，大規模な絶滅が高頻度で起き，全種数が $N_S = 0$ と系の崩壊が 11000 ステップで起きていることがわかる．これらは化石記録で観測される特徴と一致する [16, 151]．

図 2.2 下に絶滅規模の分布を示す．絶滅規模とは各ステップごとでの絶滅した種数を意味する．得られた分布は $p(x) \propto x^{-\tau}$ のべき乗則にしたがうことが示唆されており，化石記録と一致する [151, 182]．

次に，ネットワークのトポロジーに焦点を当て，図 2.3 上に，各種の被食対象の数である出次数の頻度分布を示す．得られた分布は $p(t) \propto t^{-\beta}$ のべき乗則にしたがうことと，スケールネットワークを形成している [11] ことが示唆される．

図 2.3 下に入次数の時間的变化を示す．リンク数の順序に変化はなく，リンク数 1 の個体が

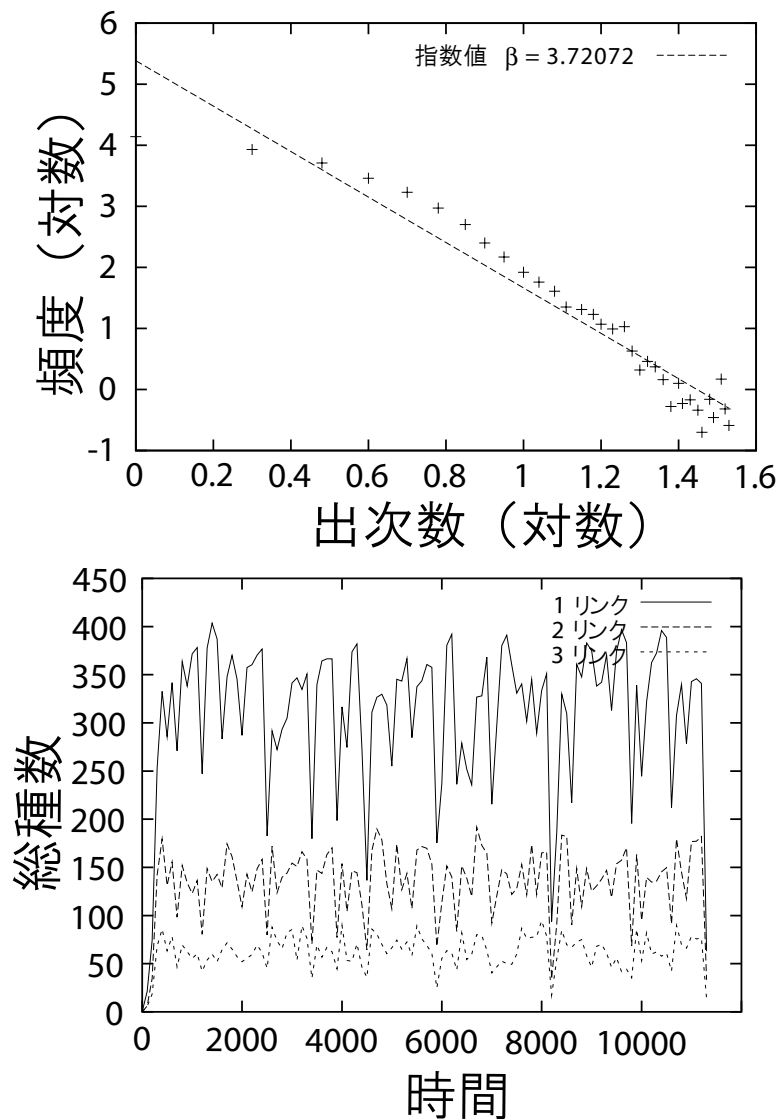


図 2.3 出次数の頻度分布と入次数別の時系列変化．上图) $\theta=0.6$ の場合の出次数の頻度分布 (両軸は対数)．下图) $\theta=0.6$ の場合の入次数別の時系列変化．

最も多いことがわかる．これより，系の大半の種が単食であることを示している．

2.3.2 制約度合いを変化させた影響

表 2.1 にパラメータ θ を変化させた場合の結果を示す．パラメータ θ が減少するにつれ，全ての種が絶滅するまでの期間を意味する系の持続期間 (survival time) と総種数の平均が減少し，総種数の分散が増大している．これより， θ の値が低いほど系が小さく不安定化し，連鎖的な絶滅を生じやすくなっていることがわかる．また，最大出次数の平均が $\theta = 0.6$ のとき最

表 2.1 パラメータ θ が系の挙動に及ぼす影響．系の持続期間 (survival time) と種数，総種数の分散，最大出次数の 4 つは 20 試行平均であり，残りの 3 つは試行からランダムに選んだ分布から算出した値である． $\theta \leq 0.4$ のとき，種の寿命における分布ではベキ乗則を示さなかった．これは，系の持続期間の短さと種数の少なさが要因であると考えられる．

θ	0.00	0.20	0.40	0.60	0.80	1.00
系の持続時間	626	1071	1575	3001	10930	50000
種数	291	320	397	501	537	565
総種数	218	236	224	163	124	69
最大出次数	8.79	1.34×10	1.68×10	1.83×10	1.38×10	1.03×10
絶滅規模の指数値	τ	3.11×10^{-1}	3.50×10^{-1}	1.67	1.69	1.73
種の寿命の指数値	α	-	-	1.30	1.78	1.86
出次数の指数値	β	2.65	3.37	3.32	3.72	4.41

大値を示したことから，制約度合いが中間程度の場合に，多くの捕食者により捕食されている種が存在していることがわかる．

次に，ネットワーク構造と種の頑強性の観点から，系全体の安定性と栄養段階の関係について述べる．図 2.4 上に，各栄養段階の種数割合の 20 試行平均を示す． θ が低い場合は栄養段階の低い種より高い種が多く，系が逆ピラミッド型構造を形成していることがわかる．一方で， θ が高い場合には各栄養段階の種数割合が一定であり，系がフラット型構造を形成していることがわかる．一般的な傾向としては，栄養段階の高い種ほど太陽から該当種に至るまでの潜在的な経路の多様性が増え，その結果，連鎖的な絶滅に対する種の頑強性は高くなる．そのため，制約度合いが小さい場合には，栄養段階が高くなるほど種数の割合が増える（図 2.4 上）．制約度合いが大きい場合には，各栄養段階のニッチ数上限 N の制約を要因として，全栄養段階での種数割合が一定となる．

図 2.4 下に，各栄養段階における種の平均的な頑強度合いを示す．ここで種の頑強性を，太陽から該当種までの経路に存在する最下層種 s^1 の数と定義する．基本的に頑強性は，全ての制約度合いにおいて，栄養段階の階層が高くなるにつれて大きくなる傾向がある．この傾向はパラメータ θ が高い場合に明確に表れている（図 2.4 下）．制約は低階層の頑強性の低い種を増大させるため，各栄養段階が飽和状態である状況では系は基本的に安定となる．一方で，パラメータ θ の値が低い場合には，頑強性は栄養段階の中間階層 (3, 4) で最大となる．これは，系全体が成長と崩壊を繰り返すことを通して，系の大きさを動的に変化させていることが原因であると考えられる．成長段階では，栄養段階の高い種の出現と頑強性の増大との間に時間差が生じ，その結果，高い栄養段階の頑強性は若干小さくなる傾向がある．

以上より，栄養段階における制約は，各栄養段階の種数分布を均一化させることにより，低階層の頑強性の低い種が増加し，結果として系全体の安定性を高めていると考えられる．

表 2.1 から，絶滅規模の頻度分布と種の寿命期間の指数値がパラメータ θ に比例していることがわかる．海洋生物の化石記録では，絶滅規模の頻度分布における指数値が $\tau = 2.0 \pm 0.2$ のベキ乗分布を示す [182] ことがわかっており， $\theta = 1.0$ で得られた値が化石記録との高い一

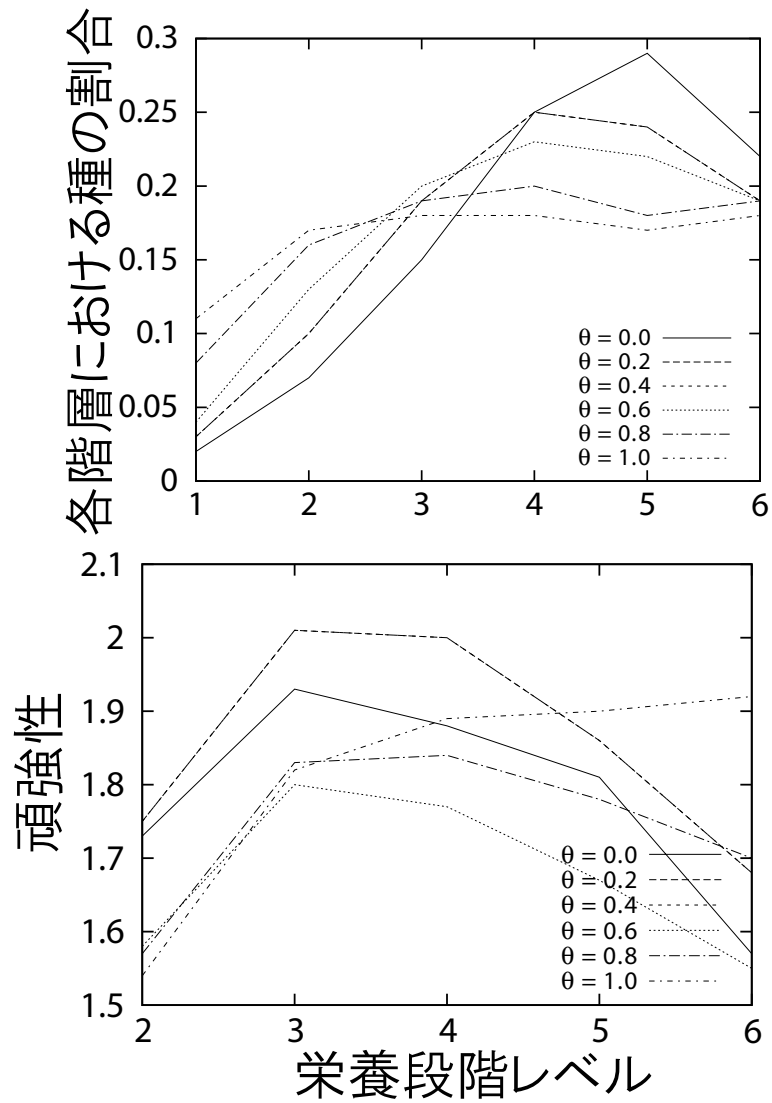


図 2.4 各階層に占める種数の割合と各階層における頑強性．上図) 各階層に占める種数の割合．下図) 各階層における頑強性平均．種数の割合と頑強性はそれぞれ 20 試行平均である．

致を示した．また，寿命期間の分布では，指数値が $\alpha = 1.7 \pm 0.3$ のベキ乗分布を示す [182] ことがわかっており， $\theta = 0.8$ で得られた値が化石記録との高い一致を示した．一方で， θ が出次数の指数値に及ぼす影響については明確な傾向は得られなかった．

2.4 まとめ

栄養段階構造から生じる制約が食物網の挙動に及ぼす影響について、1つのパラメータで連続的に制約度合いを変化させることができる種間ネットワークモデルを構築して実験を行った。その結果、ネットワーク構造と系の安定性が制約度合いに強く依存していることが明らかとなった。具体的には、制約が低栄養段階の頑強性の低い種を豊富に維持するため、制約度合いが低くなるにつれて、各栄養段階の種数分布がフラット型から逆ピラミッド型へと変化し、結果として系が不安定となる。また、制約度合いに関わらず、絶滅規模分布と出次数分布がベキ乗則にしたがうことが示唆された。

第 3 章

食物網ネットワークの進化

3.1 はじめに

食物網あるいは食物網をエネルギーの流れに基づいて段階化した栄養段階の構造に関する一般的特性を明らかにすることは、生態系全体の構造と機能解明の観点から、生態学の基本的課題となっている [198]。しかしながら、栄養段階構造の生成メカニズムについての研究はほとんど行われておらず、構造からもたらされる機能についても、特定の食物網を対象とした種間、栄養段階間にみられる相互作用の性質を明らかにする研究は行われているが、一般的な結論を導くに至っていない [129]。

そこで 2 章では、種分化が起きるときに栄養段階構造の制約が強く働くネットワークから制約が完全に働かないネットワークまでを、一つのパラメータで連続的に変化させることのできる単純な進化型ネットワークモデルを構築して、栄養段階構造の特性が系に及ぼす影響を調べ、議論した。本章では、さらに、栄養段階構造を自律的に形成される構造と考え、栄養段階構造の制約の程度をパラメータで与えるのではなく、有無を遺伝的に伝達する種を構成要素とすることにする。そして、食物網の基本的な特徴に基づいた単純な進化型ネットワークモデルを構築し、栄養段階構造の生成メカニズムと、構造からもたらされる機能の一般的な性質を調べる。

3.2 モデル

モデルの概要を図 3.1 に示す。エネルギー源として太陽を意味する特別なノードが 1 つあり、他はすべて種を表すノードである。有向リンクは太陽や 1 つの種から他の種へのエネルギーの流れを表している。各種が属する栄養段階の階層数は、階層数を 0 とする太陽からの最短距離により定義される [51]。階層数が 1 である種は太陽からのリンクなしに存在することができないことから独立栄養生物に対応し、他の階層数の種は従属栄養生物に対応する。なお、

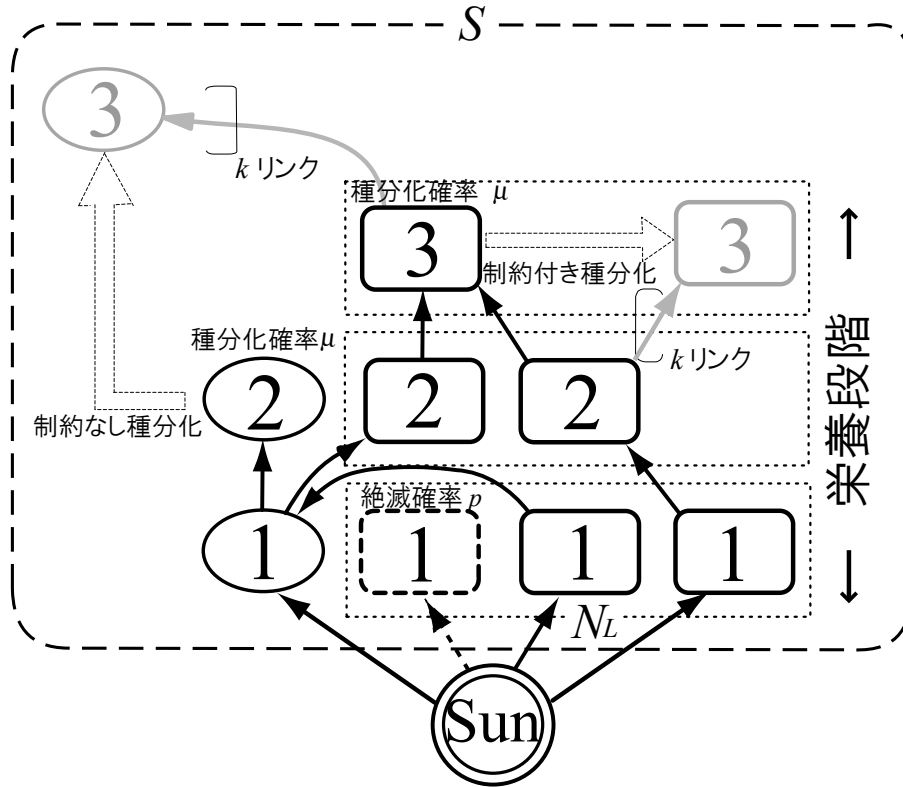


図 3.1 モデルの概要. 丸が雑食種 s_o , 四角が制約種 s_r を表し, 数字が栄養段階の階層数 l を表す. 制約種 s_r^l が種分化をすると新しい制約種 $s_r^{l'}$ が, 雑食種 s_o^l が種分化をすると新しい雑食種 $s_o^{l''}$ が形成される. そのときに確率 ϕ で異なる種に変異する.

雑食種 s_o と制約種 s_r の定義は 2 章と同様である. ただし, 当モデルでは 2 章のモデルとは異なり, 各種が栄養段階における特性を遺伝的に伝達する. 加えて, 雑食種 s_o と制約種 s_r はそれぞれが突然変異により特性が変わる (雑食種ならば制約種, 制約種ならば雑食種) 可能性を有する. この突然変異は, 種分化により, 2 列の四角い歯の並びが 1 列の鋭い三角形の歯の並びに変異したことで制約種に相当する草食動物から雑食種に相当する肉食動物へと食性が変化したピラニア (piranha、pirāna), 肉の旨味を感じる Umami 受容体を構成するタンパク質を作る Tas1r1 という遺伝子が, パンダの祖先でおよそ 420 万年前にその働きを失うような変異を起こしたことで肉食動物から草食動物に食性が変化したジャイアントパンダ (*Ailuropoda melanoleuca*) など, 自然界において一般的にみられる現象である. また, 栄養段階の各階層に存在できる種の上限数を N_L , ステップ t で系に存在する全種数を $N_S(t)$, 雑食種数を $N_o(t)$, 制約種数を $N_r(t)$, l 階層目にいる種数を $N^l(t)$ と表記する.

ネットワークの変化は他のいくつかのモデル [29, 114, 151, 171] と同様に, 種分化と絶滅によって引き起こされる. モデルは, 0 ステップで 1 階層目に $N^1(0)$ の種がいる状態から始まり, 以下の規則にしたがい展開する.

(i) 種分化 — すべての種が確率 μ で種分化を行う． l 階層目の制約種 s_r^l が種分化を行う場合，まず種分化先の階層を $l-1, l, l+1$ 階層目からランダムに 1 つ選択する．そして，選んだ階層 l' で空いているニッチからランダムに 1 箇所を選択して，新しい制約種ノード $s_r^{l'}$ を作る．ただし，階層 l' の種数 $N^{l'}$ がニッチ数上限 N_L に達している場合と，系に存在する全種数 N_S が系の大きさ S に達している場合には，階層 l' に空きニッチが存在しないため種分化は行わない．次に，新種 $s_r^{l'}$ は 1 段下の $l'-1$ 階層目に存在する種 $s_r^{l'-1}$ からランダムに k 種選び，それぞれに捕食リンクをはる．ただし， $l'-1$ 階層目に存在する種数が $N^{l'-1} < k$ である場合は，階層 $l'-1$ に存在する種全てにリンクをはる．つまり，新種 $s_r^{l'}$ の捕食リンク数は $k = N^{l'-1}$ となる．

制約種が受ける上記の栄養段階構造の制約はそれぞれ具体的には以下のことを表している．各階層における種数の上限は環境的な制約を，新種の階層が親種の隣接栄養段階に限定され，捕食者の被食対象が 1 つ下の階層に限定されることは生物学的な制約の影響を表している．

l 階層目の雑食種 s_o^l が種分化を行う場合は，新しい雑食種ノードを作り，系に存在するすべての種を対象に捕食リンクをランダムに k 本はり，太陽からの最短距離で栄養段階の階層数 l'' が割り当てられ，新種 $s_o^{l''}$ となる．雑食種は栄養段階の制約を受けないためニッチ数上限 N_L は種分化に影響しない．しかし，系に存在する全種数 N_S が系の大きさ S に達している場合には，系に空きニッチが存在しないため種分化は行われない．

制約種，雑食種の捕食リンク数 k は親種から遺伝的に伝達される．ステップ t における親種 s_i の残存する捕食リンク数 $k_i(t)$ に対してランダムに変異 $(-1, 0, +1)$ を加えた数が新種 s_j の捕食リンク数 $k_j(t+1)$ となる．ただし，捕食リンク数が $k_j(t+1) = 0$ となった場合は，種分化に失敗したことを意味し，新種はつくられない．また，捕食リンク数が $k > N_S$ であるとき， $s_o^{l'}$ の捕食リンク数は $k = N_S$ となる．この捕食リンク数の遺伝性は，各ステップでの食物網の状態が種分化過程に反映されることを意味する．

なお，制約種と雑食種それぞれが種分化をする際に確率 ϕ で異なる種分化方法に変化する．つまり，制約種 s_r^l であれば雑食種 $s_o^{l'}$ に，雑食種 s_o^l であれば制約種 $s_r^{l'}$ となる．

(ii) 絶滅 — 最下層の種 s^1 が確率 p で絶滅する．絶滅した種に捕食リンクをはっている種は，その捕食リンクを失う．これにともない，捕食リンクをすべて喪失した種は絶滅し，連鎖的な絶滅が起きる．最下層の種 s^1 の確率的な絶滅は，天候や地理的な変化などにもなう種の予測不可能な絶滅を意味する [53, 174]．

3.3 シミュレーション実験

実験に用いたパラメータはそれぞれ，系の大きさ $S = 1000$ ，ニッチ数上限 $N_L = 100$ ，絶滅確率 $p = 0.01$ ，種分化確率 $\mu = 0.02$ ，変異確率 $\phi = 0.01$ である．これらは実際の食物網で観測されている特徴を基に設定した [105, 149, 157]．初期状態は，1 階層目に制約種が

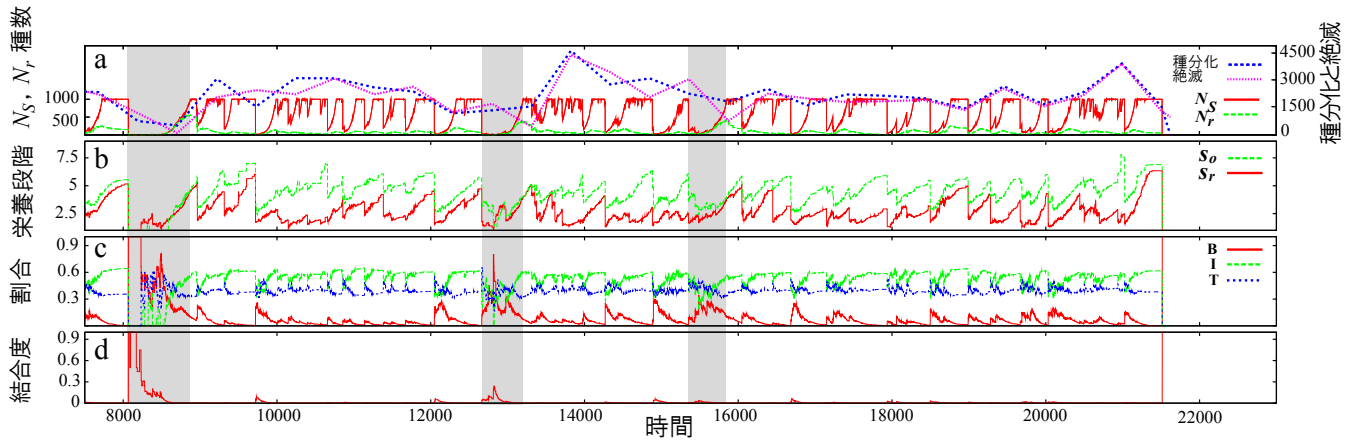


図 3.2 系の時間的変化．a) 512 ステップごとの種分化種数と絶滅種数，全ステップの全種数 N_S と制約種数 N_r の時間的変化．上 2 本の種分化種数と絶滅種数は右軸， N_S と N_r は左軸に対応している．b) 制約種 s_r と雑食種 s_o の平均階層数の時間的変化．c) B, I, T の割合の時間的変化．d) 結合度 (connectance) の時間的変化

$N_r^1(0) = 10$ ，雑食種が $N_o^1(0) = 10$ だけ存在し，各種は太陽ノードに対して捕食リンクを 1 本もつものとした．なお，栄養段階の階層数に上限は設定していないため，系の大きさ S と同数の階層数が生じ得る．

栄養段階構造の特徴を示す指標として，生態学で重要視され研究に用いられている以下の 2 つを採用する．捕食 - 被食の関係から種は，捕食対象のいない生産者 (basal species)，捕食と被食対象の両方がいる中間捕食者 (intermediate species)，被食対象のいない最上位捕食者 (top species) の 3 種類に分類することができる．それぞれの割合を指標として，以後はそれぞれを B, I, T と表記する．次に，食物網内の種間がどれほど結合しているか複雑さを示す指標として結合度 (connectance) [119] があり，全リンク数 L と全種数 N_S から結合度 C は $C = L/(N_S)^2$ で定義される．

3.3.1 基本的な特徴

はじめに，ネットワークの基本的な特徴として，図 3.2a に 512 ステップごとの種分化種数と絶滅種数，全ステップの全種数 N_S と制約種数 N_r の時間的変化を示す．同図より，種分化種数と絶滅種数に強い相関があり，大規模な絶滅が高頻度で起き，全種数が $N_S = 0$ と系の崩壊が 21000 ステップで起きていることがわかる．これらは化石記録で観測される特徴と一致する [16, 151]．制約種数 N_r の時間的変化では，安定期に雑食種が系の大半を占め，大規模な絶滅からの回復期に制約種が増加するが，小中規模な絶滅の後に減少している．

図 3.2b に制約種 s_r と雑食種 s_o の平均階層数の時間的変化を示す．全体をとおして，構築された栄養段階の下層を制約種，上層を雑食種が占めており，構造が 2 層化していることがわ

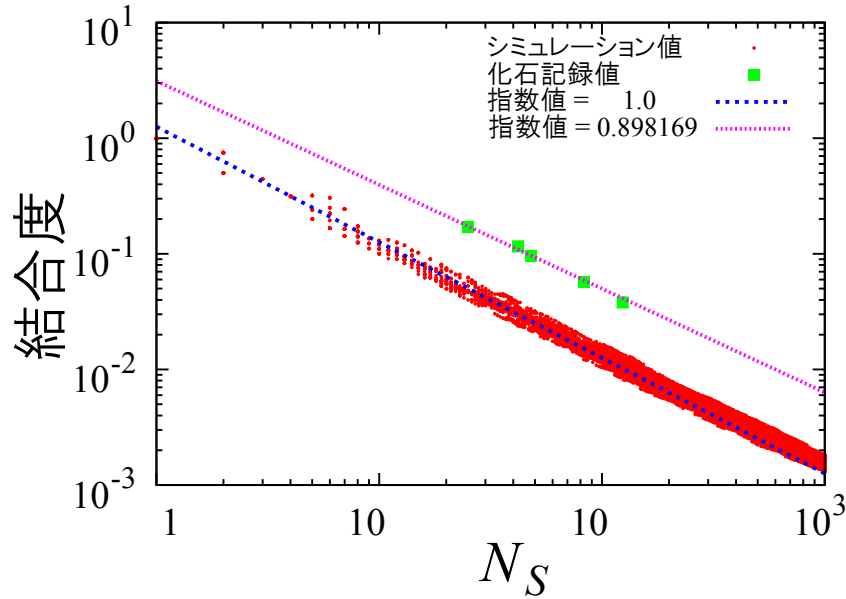


図 3.3 全種数 N_S に対する結合度 (connectance) の分布 (両軸は対数). 実データ (empirical data) は, Ythan Estuary 1, 2, St. Marks Seagrass, St. Martin Island, Bridge Brook Lake で得られた値 [54] である.

かる．構造の 2 層化は，制約種の特徴を有する光合成独立栄養生物や化学合成独立栄養生物といった独立栄養生物，あるいは草食動物類といった独立栄養生物を摂取する一次消費者が下層を形成し，雑食種の特徴を有するその他の高次消費者が上層を形成している，実際の食物網で観測される特徴 [200] と一致する．

50 試行平均では最大栄養段階数が 9.31，平均栄養段階数が 4.21 であり，階層数の変動が繰り返されるが，それ以上の階層は構築されなかった．栄養段階の階層は系の大きさ $S = 1000$ と同数だけ構築可能であるのに対し，一定以下の階層数を自己組織的に維持した．なお，得られた栄養段階数は実際の食物網で観測されている階層数 2 ～ 5，特に階層数 3 ～ 4 が多いという特徴 [14, 162, 208] と近い値である．

図 3.2c に生産者 B ，中間捕食者 I ，最上位捕食者 T の割合の時間的変化を示す．全体をとおして $I > T > B$ の構造を形成するが，大規模な絶滅の後に構造が崩れている．BIT の割合の 50 試行平均は $B : I : T = 0.104 : 0.513 : 0.383$ であり，実際の食物網で観測されている $B : I : T = 0.19 : 0.52 : 0.29$ [25] とほぼ近い．

図 3.2d に結合度の時間的変化を示す．全体をとおして 0.01 以下と低い値であるが，大規模な絶滅の後に値が上昇している．結合度の 50 試行平均は $C = 0.020$ であり，実際の食物網で観測されている値の幅 0.026 ～ 0.315 [54] に収まる低い値が得られた．

図 3.3 に試行と実際の食物網で得られた全種数 N_S に対する結合度 (connectance) の分布を示す．試行と実データの両方とも分布が $C \propto (N_S)^{-\alpha}$ の直線に近似することができ，ベキ乗

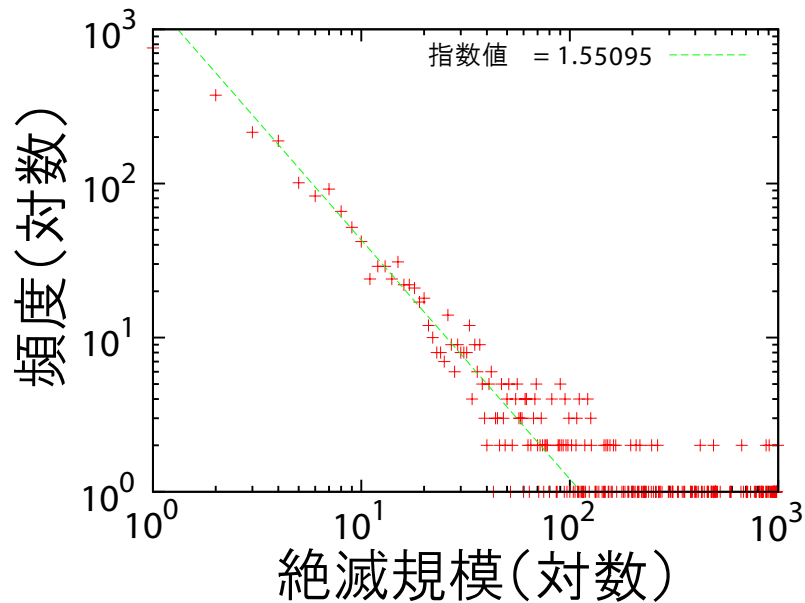


図 3.4 絶滅規模 (avalanche size) の頻度分布 (両軸は対数)。

分布となっていることが示唆される．試行の結果は実際の食物網で確認される特徴 [196, 209] と一致する．

図 3.4 に絶滅規模の分布を示す．絶滅規模とは各ステップごとでの絶滅した種数を意味する．得られた分布もベキ乗則にしたがうことが示唆されており，系が自己組織化臨界現象を示している [151, 187]．また，この特徴は化石記録で観測される特徴と一致する [151, 182]．

3.3.2 食物網の構造

次に，食物網の構造を理解するために，雑食種，生産者 B と中間捕食者 I と最上位捕食者 T ，次数分布の 3 つの観点から調査した．

図 3.2b と c で得られた制約種と雑食種による栄養段階の 2 層化構造と，生産者 B ，中間捕食者 I ，最上位捕食者 T による $I > T > B$ の構造の特徴，次数分布から求まるネットワーク構造の特徴を示す．

a) 制約種，雑食種が形成する構造

食物網の規模と栄養段階の 2 層化構造の関係を表すために，図 3.5a に，全種数 N_S に対する制約種 s_r と雑食種 s_o の平均栄養段階数の分布を示す．時間的变化 (図 3.2b) と同様に，全種数 N_S に対する分布でも下層を制約種，上層を雑食種が占めており，構造が 2 層化している．また，全種数 N_S の増加とともに両種の平均栄養段階数が増大していることもわかる．

この栄養段階構造の 2 層化は両種の定義から考えることが可能である． l 層目の制約種 s_r^l が

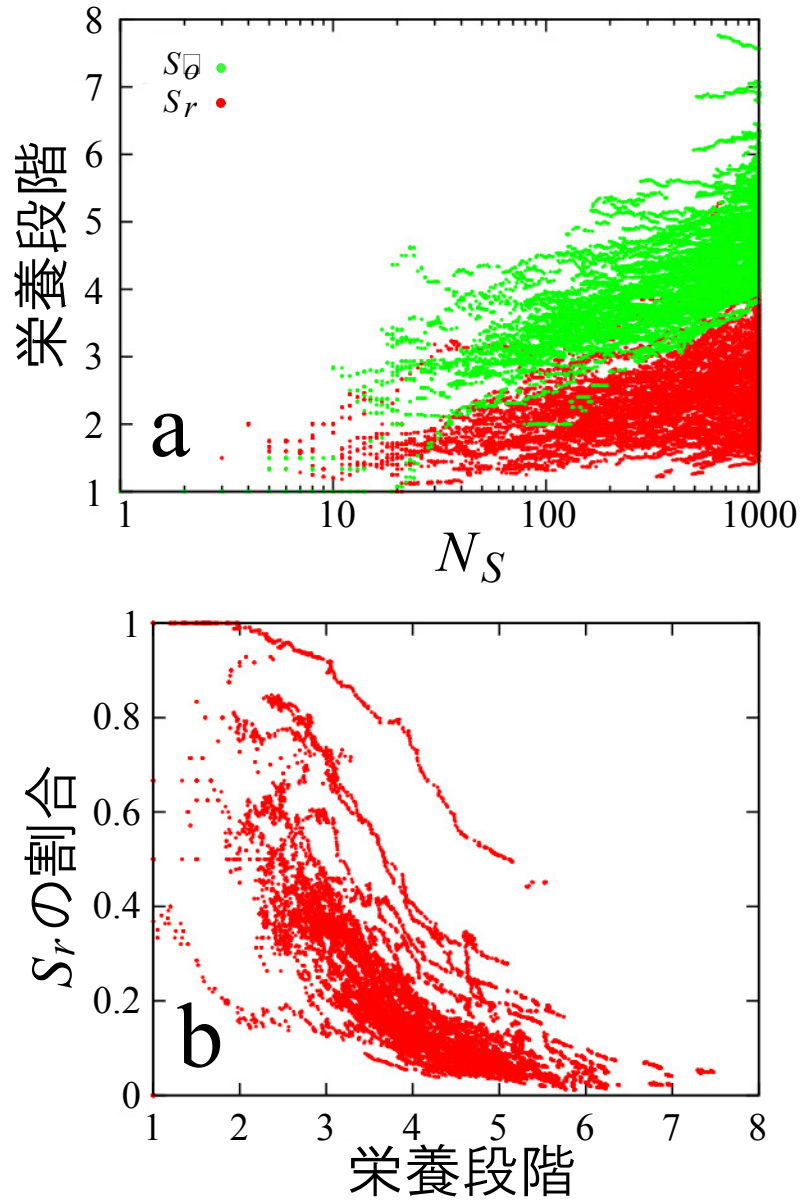


図 3.5 制約種 s_r と雑食種 s_o の栄養段階に関する分布．a) 全種数 N_S に対する平均栄養段階数の分布（横軸は対数）．b) 平均栄養段階数に対する制約種 s_r の割合分布．

種分化するとき，種分化先の栄養段階 l' が $l-1, l, l+1$ 層目に限定される．そのため，1 階層目から栄養段階構造が構築されていく場合，各階層の制約種数 N_r^m は N_r^{m-1} に依存した確率で増加することから，下層の制約種数が上層の制約種数よりも多くなる．また，制約種は各階層のニッチ数上限 N_L 以上には増えることができないため， $N_L < N^n$ である階層 n には種分化することができず，種分化先の栄養段階が限定される．

l 層目の雑食種 s_o^l が種分化するとき，種分化先の栄養段階 l' は捕食リンク先で決定される．そのため，制約種と異なり，種分化する雑食種は階層に関わらず，種分化先が最下層から最上

層までの各階層の種数 N^m に依存した確率で、その1段上に決定される。よって、上層の雑食種数が下層の雑食種数よりも多くなる。したがって、下層を制約種、上層を雑食種が占める栄養段階構造の2層化が導かれる。

図 3.5b に、平均栄養段階数に対する制約種 s_r の割合の分布を示す。平均栄養段階数が上昇するほど制約種の割合が低下している。形成された栄養段階の階層数から、栄養段階構造形成の初期では主に制約種が、後期では主に雑食種が構造を形成していることがわかる。

b) 生産者，中間捕食者，最上位捕食者が形成する構造

食物網の研究では食物網構造を理解するために、実際の食物網に存在する種を、他の種から捕食されない最上位捕食者 (Top Species)、他の種から捕食し捕食される中間捕食者 (Intermediate Species)、他の種から捕食されるのみで自分は捕食をしない生産者 (Basal Species) の3種類に分類した調査が行われている [25, 38, 91, 111, 220]。その結果、1.1.1 節で述べたように、食物網構造の一般的特性が導かれており [167]、その特性の一つに種のスケーリング則 (species scaling law) がある。種のスケーリング則とは、最上位捕食者と中間捕食者と生産者での種数の割合が $0.29 : 0.52 : 0.19$ で一定であることを意味している [25]。そこで、モデルにより構築された食物網の構造を理解するために、上記の種の割合の観点から調査する。

図 3.6a に平均栄養段階数に対する生産者 B 、中間捕食者 I 、最上位捕食者 T の割合の分布を示す。平均栄養段階層数が 1.5 までは、各種の割合に関して、 $B > T > I$ の構造を、1.5 ~ 2.5 では $T > B > I$ と $T > I > B$ の混在構造を、2.5 以上では $I > T > B$ の構造を形成している。これらの構造は、形成された栄養段階の階層数から、 $B > T > I$ の構造は栄養段階構造形成の初期に、 $T > B > I$ と $T > I > B$ の混在構造は中期、 $I > T > B$ の構造は後期に分類することができる。

図 3.6b に全種数 N_S に対する B 、 I 、 T の割合の分布を示す。全種数が 30 付近と少ない状態では栄養段階構造形成の初期にみられる $B > T > I$ の構造 (図 3.6 a) を形成しており、それ以上の種数では図 3.2c と同様に $I > T > B$ の構造を形成している。

この栄養段階の $I > T > B$ の構造は種分化と絶滅のプロセスを考えると理解可能である。種分化とは、新種が既存の種に捕食リンクをはることであり、新種が既存の種に捕食リンクをはることで、既存の種が T の場合は I に再分類されるが、既存の種が I と B の場合は分類は変わらずに I と B である。このため、種分化によって I が増える。絶滅とは、1 階層目の種だけが確率的に絶滅することである。1 階層目の種は B に分類されるため、確率的な絶滅によって B が減少する。よって、種分化の頻度が絶滅の頻度に比べて多くなるほど $I > T > B$ の構造が構築される。したがって、栄養段階の $I > T > B$ の構造が生じると考えられる。

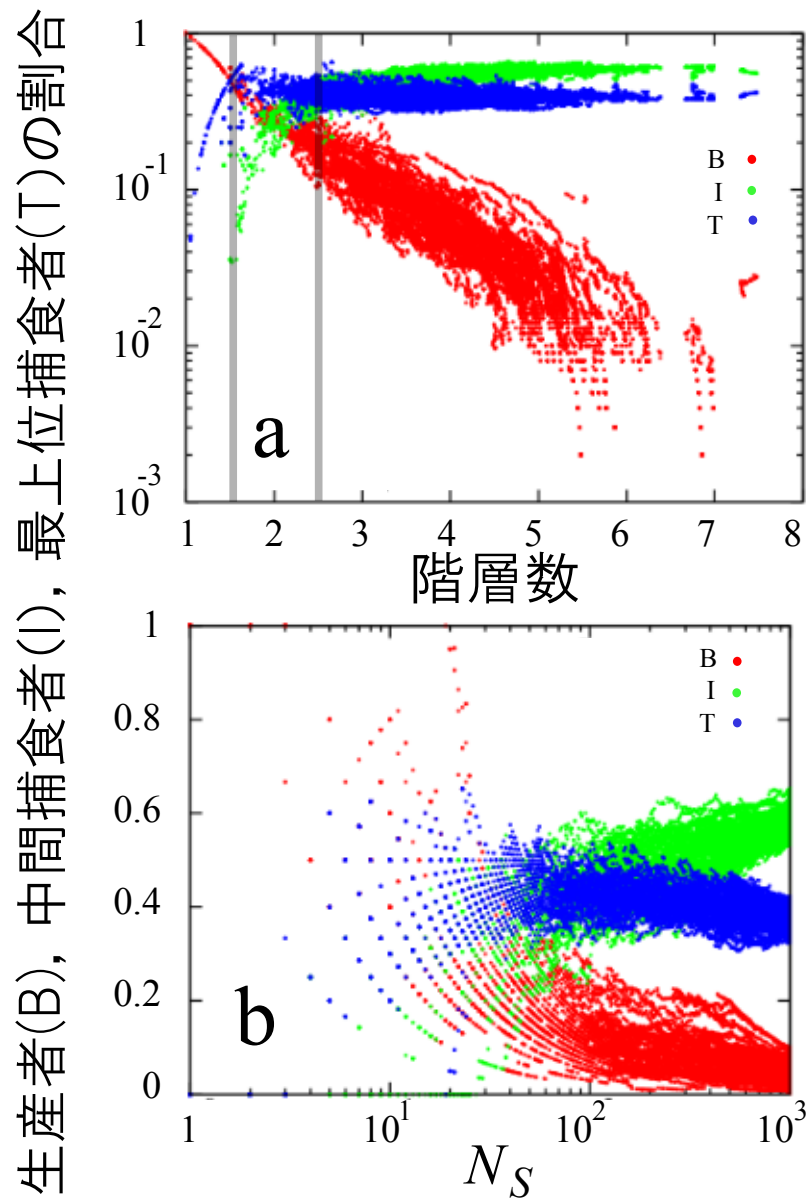


図 3.6 B, I, T の割合分布 . a) 平均栄養段階数に対する分布 (縦軸は対数) . b) 全種数 N_S に対する分布 (横軸は対数) .

c) ネットワークの構造

食物網のようなノードやリンクが変動し続けるネットワークの場合, 通時的な分布を評価することでネットワークの特徴を得ることができる場合がある [79]. そこで, 次数分布を任意の時点ではなく, ネットワーク形成初期の影響を残す 500 ステップを除外した全ステップを積算することで求める.

図 3.7a に入次数の頻度分布を示す. 入次数とは, 各種の捕食対象 (捕食リンク数) の数で

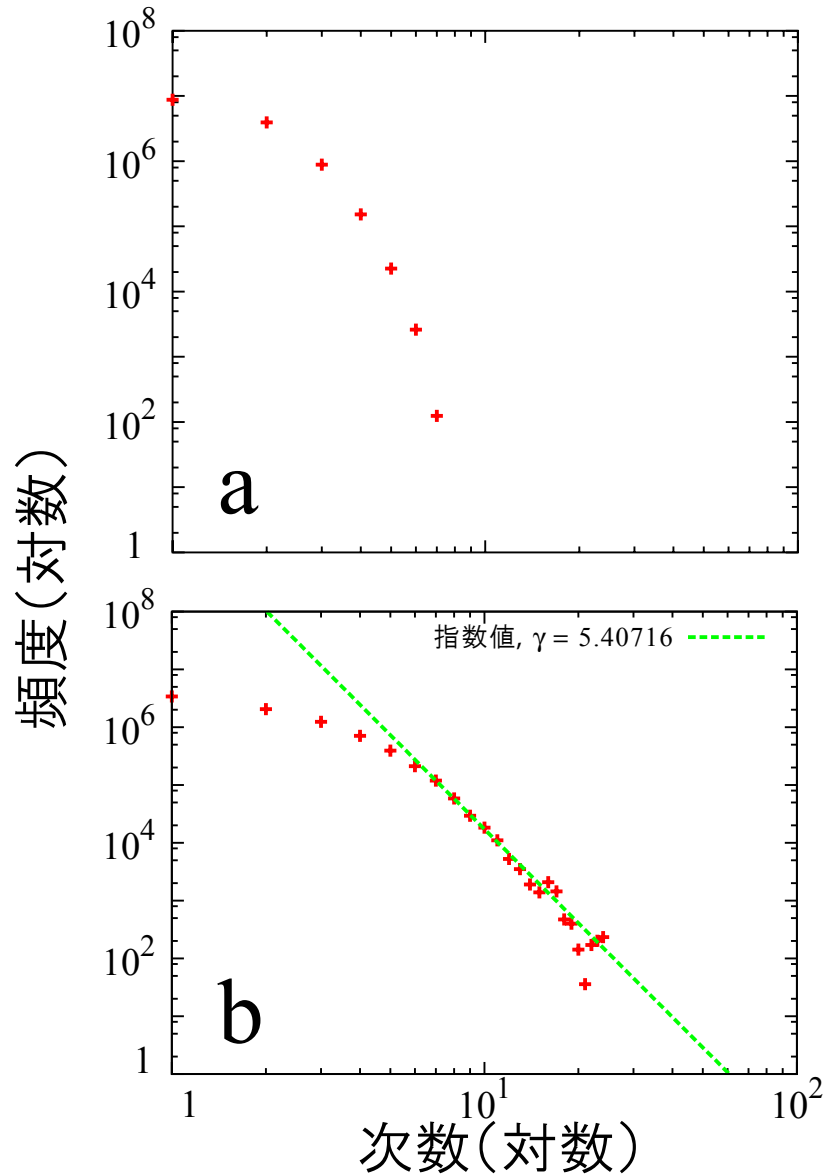


図 3.7 次数分布．a) 入次数の頻度分布（両軸は対数）．b) 出次数の頻度分布（両軸は対数）．

ある．分布はポアソン分布であり，次数が最大で7と小さい．これは，種の定義から，捕食リンク数は種分化のときに値が決定されると，それ以降は減少するのみであるためである．

図 3.7b に出次数の頻度分布を示す．出次数とは，各種の被食対象の数である．次数がベキ分布にしたがうことが示唆されているが，次数が25で頭打ちとなっており，極端に次数の多い種が存在していない．つまり，出次数がブロードスケールネットワーク（broad-scale networks: $p(t) \propto t^{-\beta}$ であるが，ある t 以上で頭打ちとなる）[4] を形成していることが示唆される．

Amaral らは，ブロードスケールネットワークが形成される理由を，俳優のネットワークを

表 3.1 系の大きさ S を変更した場合の影響 (50 試行平均)。

S	系の持続 時間	種数の割合			平均食物連鎖長			BIT の割合		
		s	s_r	s_o	s	s_r	s_o	B	I	T
500	5677.04	74.67 %	35.74 %	64.26 %	3.75	2.98	4.04	0.112 %	0.494 %	0.394 %
1000	4460.16	66.17 %	22.12 %	77.88 %	4.27	2.92	4.44	0.104 %	0.513 %	0.383 %
2000	3714.26	59.94 %	17.15 %	82.85 %	4.62	2.71	4.76	0.095 %	0.530 %	0.375 %

例にして、高い次数をもつノードも最後にはリンクを増やすことを止め、そのままの形でネットワークに残ることによってスケールフリー性の分布に制限を与えるためである [4] としている。種分化と絶滅によって形成される系では、種数の増大とともにスケールフリー性のある構造を構築していくが、構造が系の大きさ S に対して上限まで拡大すると、それ以上新種によるリンクがはられなくなる。そのため、絶滅によって空きニッチが形成されるまで構造がそのままの形でネットワークに残り、スケールフリー性の分布に制限が与えられ、ブロードスケールネットワークを形成したと考えられる。

3.3.3 食物連鎖長に関する特性

図 3.2b で示された栄養段階の低さについて、系の大きさ S を変更させることにより、栄養段階が低くなる要因について調査する。

表 3.1 に系の大きさであるパラメータ S を $S = 500, 1000, 2000$ の 3 種類に変化させた場合 (50 試行平均) の結果を示す。

表 3.1 では、系 S が大きくなるにつれ、全ての種が絶滅するまでの期間を意味する系の持続期間 $time$ と総種数 s の割合、制約種 s_r の割合が減少している。一方で、制約種 s_r と雑食種 s_o の平均食物連鎖長と中間捕食者 I の割合は増大している。また、系 S が大きさと平均食物連鎖長から、系の大きさ S が 2 倍ずつ増加していることに対して平均食物連鎖長の増加幅は 1.08 ~ 1.13 倍と微小であることがわかる。

以上の結果から、食物連鎖長が短くなる要因は以下のように考えられる。

食物網の系には、系の増大と共に食物連鎖長が長くなる傾向と、系の増大と共に系が不安定になる傾向の 2 つの基本的な傾向が存在する (図 3.8)。系の増大と共に系が不安定になる理由としては、系の増大に伴い生産者 B 、中間捕食者 I 、最上位捕食者 T の割合が $I > T > B$ の状態となり、中間捕食者 I の割合が増大する結果として系を支える生産者 B の数が減少し、大絶滅が発生する可能性が高まることで系が不安定となる。上記 2 つの傾向により、系の増大と共に食物連鎖は長くなっていくものの、系が不安定となるために絶滅が発生して食物連鎖長が短くなることを繰り返すことから、食物連鎖長は長い状態に達することなく短い範囲内で動的に変化する。

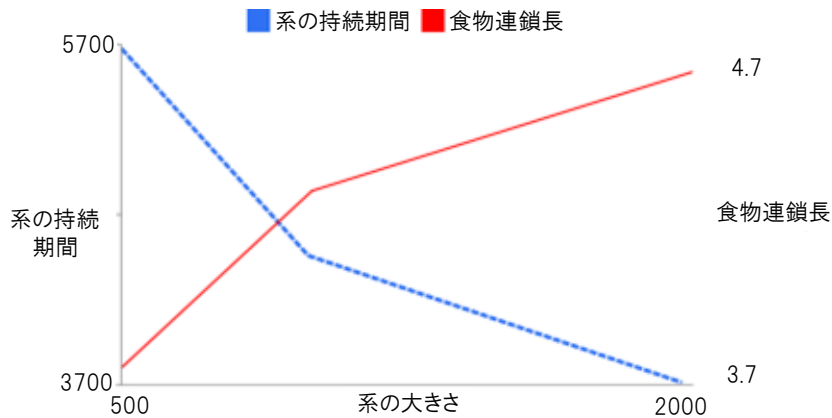


図 3.8 系の大きさ S の変化にともなう系の持続期と食物連鎖の変化。

3.3.4 食物網の進化

以上の検討結果を基にして、栄養段階構造の形成過程のシナリオを図 3.9 とともに以下にまとめる。

1. 下層形成 — 栄養段階構造形成の初期では、制約種が構造の主要要素であり（図 3.5b）, $B > I > T$ の構造を形成している（図 3.6a）。
2. 階層形成 — 栄養段階構造形成の中期から後期にかけて、制約種が栄養段階の下層、雑食種が上層の主要要素となって構造が構築され（図 3.5a）, 構造は $B > T > I$ から $T > B > I$ へと変化した後に $T > I > B$ へ至る（図 3.6a）。
3. 中間捕食者の比率増大 — 1 階層目の確率的な絶滅によって引き起こされる小規模な絶滅と種分化によって、 $T > I > B$ の構造形成が進み（図 3.6b）, 雑食種が構造の主要要素となる（図 3.5b）。
4. スケールフリーネットワーク形成 — ネットワークサイズの増大とともにスケールフリーネットワークの特徴を有するネットワークが形成されていく（図 3.7b）。
5. 大絶滅 — 小規模な構造の時点で崩壊する頻度が高いが、まれに大規模な構造が構築される。この構造が崩壊することで大絶滅が起きる（図 3.4）。

3.4 まとめ

食物網の栄養段階構造の基本的な特徴に基づいた単純な進化型生態ネットワークモデルを構築して実験を行った。このモデルには競争関係、エネルギー量、個体群動態がなく、絶滅の影響の伝播形式がボトムアップの一方向型である。また、栄養段階構造に基づいた 2 種類の種を

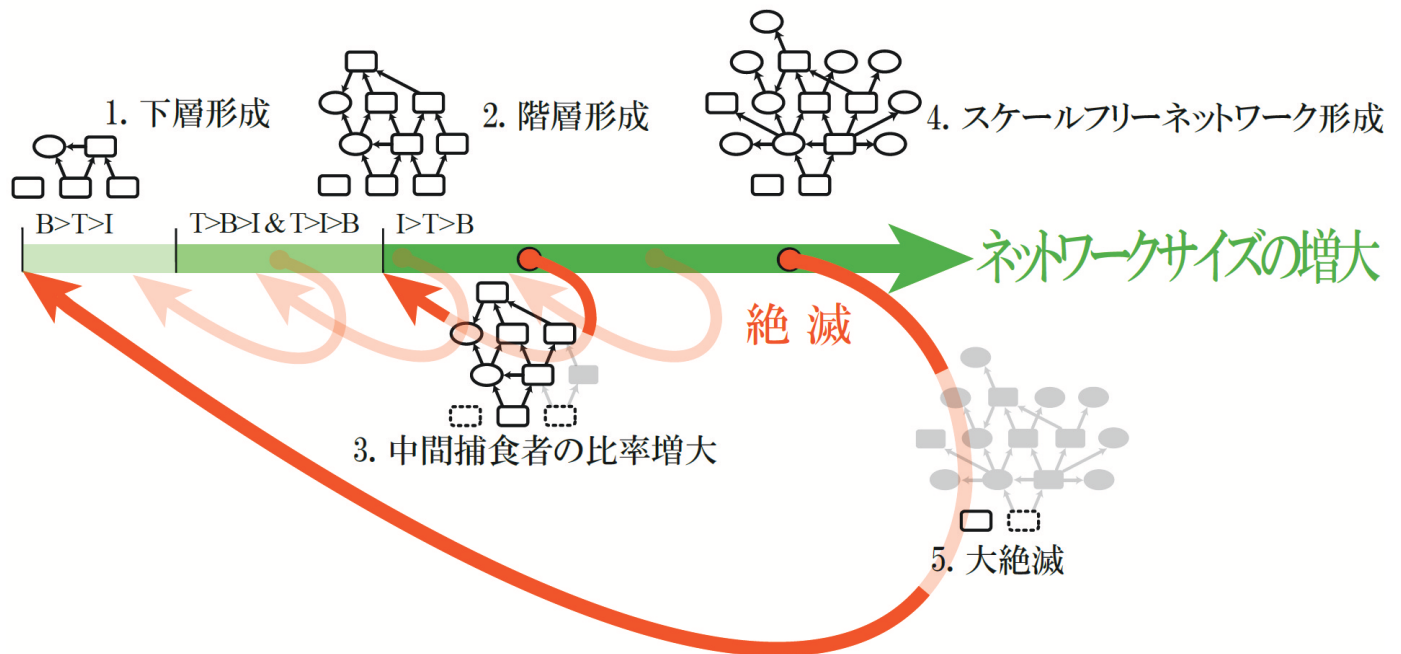


図 3.9 食物網の進化．試行を通して繰り返し替えされる食物網構造の発生，発展と崩壊のサイクルの概略を表す．丸が雑食種，四角が制約種を表し，有向リンクが捕食関係を表す．また，3 と 5 における点線ノードは確率的に絶滅した種を，灰色ノードは確率的に絶滅した種によって連鎖的絶滅を起こした種を表す．

構成要素とし，系の大きさ S と各栄養段階に存在可能な種数の上限 N_L が設けられているだけの単純な構成となっている．

しかしながら，実験結果から，当モデルは実際の食物網で観測されている 7 つの特徴（種分化と絶滅の種数変動の相関，栄養段階の 2 層化，生産者と中間捕食者と最上位捕食者の割合，結合度の低さ，結合度と種数の関係，絶滅規模の分布，栄養段階数の低さ）との定量的・定性的な一致の傾向を示した．

また，栄養段階の 2 層化が栄養段階の制約を受ける制約種と受けない雑食種の性質から導かれる特徴であり，中間捕食者 > 最上位捕食者 > 生産者の構造が種分化と絶滅の性質から導かれる特徴であることが示された．

さらに，栄養段階数の低さ [14, 121, 200, 208] に関して，これまでエネルギー量や個体群密度などの内的な因子の観点などから長らく議論されてきたが [14, 121, 163, 170, 200, 208]，種分化と絶滅の連鎖に起因するネットワーク構造の動的な変化の観点から，食物連鎖長の短さは生産者 B ，中間捕食者 I ，最上位捕食者 T の割合 ($I > T > B$) による食物網の一般的な特性に起因することが明らかとなった．食物網は種分化によって系の大きさを拡大するという基本的な傾向を示す一方で，系の拡大と共に絶滅頻度が高くなり，結果として食物連鎖長が短い状態に維持される．

表 3.2 当モデルが定量的・定性的な一致の傾向を示した実際の食物網で観測されている 7 つの特徴

特徴	種分化と絶滅種数	栄養段階	BIT 割合	結合度	結合度と種数	絶滅規模分布	栄養段階数
実際の食物網	相関	構造の 2 層化	0.19:0.52:0.29	0.020	ベキ分布	ベキ分布	4.21
モデル	相関	構造の 2 層化	0.104;0.513:0.383	0.026 ~ 0.315	ベキ分布	ベキ分布	3 ~ 4

食物網のスケールフリー性に関する議論もなされている [129] が、ネットワーク研究の多くが食物網の 1 時点から分布を求めている [30, 54, 72, 137, 192, 207]。しかしながら、食物網のようなノードやリンクが変動するネットワークでは、1 時点の分布ではなく連続的な変化を考慮した分布において特徴的なネットワークが現れる可能性があり [4, 79]、食物網研究では連続した変化に基づいた研究が求められている [102]。そして、連続的な変化を考慮した本研究の結果からは、入次数ではポアソン分布、出次数ではブロードスケール分布が得られ、入次数と出次数で異なるといった他の複雑ネットワークではない特徴 [30] が示された。

また、食物網の特徴を進化的な観点から分析し、栄養段階構造の形成過程のシナリオを示した。栄養段階の形成初期では制約種が主体となり安定した構造を形成するが、階層が成長するにつれて制約種の上位を雑食種が占めて階層が 2 層化する。さらに種分化と確率的絶滅が進むと中間捕食者の割合が増大して生産者の割合が減少するために構造が不安定化し、小中規模の絶滅が発生する。小中規模の絶滅が発生する中においても存在して構造を拡大し続けるネットワークが存在するとスケールフリーの特性を有した生産者の割合の少ない極度に不安定な構造となる。この構造が崩壊するとき大絶滅となる。Mitchell らは、白亜紀末における大絶滅について、小惑星衝突による環境の変動が食物網に及ぼした影響を北米大陸の地域の環境変動前後を対象にした食物網モデルを用いて調査しており、環境の変動前よりも一次生産力の低い環境の変動後において、生産者の絶滅によって引き起こされる連鎖的な絶滅が発生し不安定な構造であったこと、環境の変動後では白亜期末の中間捕食者と最上位捕食者である恐竜が豊富に存在したことが構造の安定性に対して悪影響を及ぼし、白亜期末の大絶滅に影響していることを明らかにしている [135]。また、食物網レベルでは、多様な生物種が生息する食物網ほど環境変化に対して脆弱であるとみなされている。地球上に分布するさまざまな食物網を比較すると、寒冷な地域の食物網よりも熱帯雨林やサンゴ礁のような温暖な地域の食物網のほうが生物多様性が高いので環境変化による被害が大きい。実際に顕生代の生物大量絶滅で礁（リーフ）の食物網が崩壊しており、生物大量絶滅期においてはリーフ・ギャップと呼ばれる礁の消滅が起きていることが明らかになっている [221]。これらの結果は、本研究で示した栄養段階構造の形成過程のシナリオの大絶滅の状態と定性的な一致を示している。

第 4 章

結論

4.1 本研究の成果

本研究では，食物網構造の特性が系の安定性に及ぼす影響と構造の生成メカニズム，そして，ネットワークの特性の 3 つを明らかにするために，栄養段階構造と進化の 2 つの観点から，以下の食物網の基本的な特徴に基づく構成論的な手法を用いて議論した．

- 栄養段階に基づく捕食活動と基づかない捕食活動を行う種がいる．
- 種分化において種の特性が遺伝する．
- 環境的な変異による偶発的絶滅が生じる．
- 環境に種の収容限界がある．

モデルに用いるパラメータは，種分化する確率，突然変異する確率，絶滅する確率，そして，環境的な制約を意味するニッチ数上限であり，食物網を構成する方向性を制御するパラメータは環境的な制約以外含まれていない．なお，このモデルの特徴的な部分は以下のとおりである．

- 種が内部状態を持たない
- 種間競争がない
- 種分化と捕食活動が栄養段階に基づく
- 絶滅が確率的
- 影響の伝搬がボトムアップ型
- 捕食量（結合重み）が一定

はじめに，栄養段階構造の特性が系の安定性に及ぼす影響を調べるために，1 つのパラメータで連続的に制約度合いを変化させることができる進化型ネットワークモデルを構築して実験を行った．その結果，ネットワーク構造と系の安定性が制約度合いに強く依存していることが明らかとなった．これは，制約によって低い栄養段階に存在する不安定な種が豊富に維持される

ことで、制約度合いが強くなるにつれて各栄養段階の種数分布が逆ピラミッド型からフラット型へと変化し、系が安定となるためである。

次に、構造の生成メカニズムと構造からもたらされる機能の一般的な性質を明かにするために、上記のモデルに対し、栄養段階構造を自律的に形成される構造と考え、栄養段階構造の制約の程度をパラメータで与えるのではなく、制約の有無を遺伝的に伝達する種を構成要素とすることにした。そして、食物網の基本的な特徴に基づいた進化型ネットワークモデルを構築して実験を行った。その結果、上記の特徴をもつ単純化なモデルにも関わらず、食物網で観測されている以下の7つの特徴との定量的・定性的な一致の傾向を示した。

- 種分化と絶滅の種数変動の相関
- 栄養段階の2層化
- 生産者と中間捕食者と最上位捕食者の割合
- 結合度の低さ
- 結合度と種数の関係
- 絶滅規模の分布
- 栄養段階数の低さ

上記のように、本モデルには種間競争がなく、捕食量（結合重み）が一定で、影響の伝達がボトムアップ型であるにもかかわらず、食物網の特性を再現することが可能であったことから、大進化ではそれらの要因が影響しないと考えられる。さらに、ネットワーク構造の生成メカニズムについては、その一部を示すことができた（図3.9参照）。構造の生成メカニズムの中で、雑食種の割合に関して、食物網構造の構築が初期の段階では割合が低く、構造が構築されるにつれて割合が高くなることを示した。これは、現在までに議論されている雑食種の割合に対して、雑食種が希少か一般的かは構造の構築度に応じて変化する、という新たな観点を提起したものである。また、食物連鎖長が比較的一定、もしくは、比較的短い要因に対しては、エネルギー量や個体群密度などの内的な因子ではなく、種分化と絶滅の連鎖に起因するネットワーク構造の動的な変化による自己組織性にあることを示した。食物網構造として観測される栄養段階の2層と中間捕食者＞最上位捕食者＞生産者の構造に関しては、それぞれ、栄養段階の制約を受ける制約種と受けない雑食種の性質から導かれる特徴と、種分化と絶滅の性質から導かれる特徴であることが示された。

以上、本研究は、食物網の基本的な特徴に基づく構成論的な手法を用いて、栄養段階構造と進化の観点から食物網構造の安定性、生成メカニズム、ネットワークの特性について議論してきた。最後に、本研究における議論を通して得られた知見をまとめると以下のとおりになる。

- (1) 安定性：栄養段階に基づく捕食活動を行う種が、栄養段階的な制約により栄養段階構造の下層を頑強にすることで、構造全体の安定性を高めている。

- (2) 構造の生成メカニズム：種の栄養段階に基づく種の性質と種分化や絶滅のプロセスによって，2層化構造や中間捕食者＞最上位捕食者＞生産者の構造といった実際に観測される特徴的な構造が構築される．
- (3) ネットワークの特性：食物網のネットワーク構造が有する基本的な特徴により，栄養段階が低いという食物網の特性が生じている．

4.2 今後の課題

本研究で得られた知見は栄養段階構造と進化の2つの観点に基づくものである．これらの観点を，静的モデルなど他のモデルに適用して比較する，被食-捕食関係以外の関係性を適用して影響を調査することにより知見を再検討することでその一般性を高めることが今後の課題である．また，食物網の複雑ネットワーク性においては，その生成メカニズムの解析が不十分であり，構成論的である本モデルを用いて更なる解析を行う必要がある．

謝辞

本研究は，名古屋大学大学院情報科学研究科において，名古屋大学大学院情報科学研究科有田隆也教授と鈴木麗璽准教授のご指導のもとで行われたものであります．

大学院に入学して以来，有田隆也教授と鈴木麗璽准教授には，学問に対する様々な刺激を頂きました．本研究を進めるにあたり，貴重な時間を割いて御教授，御指導してくださった有田隆也教授と鈴木麗璽准教授に深く感謝いたします．

また，副査であり，草稿段階で有益なコメントをいただいた同研究科の北栄輔教授と鈴木泰博准教授に感謝します．

名古屋大学大学院情報科学研究科有田研究室並びに鈴木ユニットの皆様には，身近な事象や現象から互いの研究に関することまで様々なことを，議論をさせて頂きました．そこで得た知見や刺激は，学問に対する新たな探求心へとつながり，研究活動の原動力となりました．研究室の皆様には多様な面にてお世話となりました．深く感謝致します．

そして何より，これまで暖かく見守り支えて下さいました，家族に心より感謝申し上げます．

2013 年 1 月

参考文献

- [1] Allesina, S., Alonso, D. and Pascual, M.: A General Model for Food Web Structure, *Science*, Vol. 320 (2008), 658 – 661.
- [2] Allesina, S. and Bodini, A.: Who dominates whom in the ecosystem? Energy flow bottlenecks and cascading extinctions, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 230 (2004), 351 – 358.
- [3] Allesina, S. and Tang, S.: Stability criteria for complex ecosystems., *Nature*, Vol. 483 (2012), 205–208.
- [4] Amaral, L. A. N., Scala, A., Barthélemy, M. and Stanley, H. E.: Classes of small-world networks, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 97 (2000), 11149 – 11152.
- [5] Armstrong, R. A.: The Effects of Connectivity on Community Stability, *The American Naturalist*, Vol. 120 (1982), 391–402.
- [6] Baca, R. M. and Drenner, R. W.: Do the effects of piscivorous largemouth bass cascade to the plankton?, *Hydrobiologia*, Vol. 316 (1995), 139–151.
- [7] Bailey, V. A.: The interaction between hosts and parasites, *Quarterly Journal of Mathematics*, Vol. 2 (1931), 68–77.
- [8] Bak, P., Chen, K. and Creutz, M.: Self-organized criticality in the game of life, *Nature*, Vol. 342 (1989), 780–782.
- [9] Bak, P. and Paczuski, M.: Mass Extinctions vs. Uniformitarianism in Biological Evolution, in Flyvbjerg, H., Hertz, J., Jensen, M., Mouritsen, O. and Sneppen, K. eds., *Physics of Biological Systems*, Vol. 480 of *Lecture Notes in Physics*, Springer Berlin Heidelberg, 1997, 341–356.
- [10] Bak, P. and Sneppen, K.: Punctuated equilibrium and criticality in a simple model of evolution, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 71 (1993), 4083–4086.
- [11] Barabási, A.-L. and Albert, R.: Emergence of Scaling in Random Networks, *Science*, Vol. 286 (1999), 509 – 512.

- [12] Barzel, B. and Biham, O.: Quantifying the connectivity of a network: The network correlation function method, *Phys. Rev. E*, Vol. 80 (2009), 046104.
- [13] Beaver, R. A.: Geographical variation in food web structure in *Nepenthes* pitcher plants, *Ecological Entomology*, Vol. 10 (1985), 241 – 248.
- [14] Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R.: *Ecology: Individuals, Populations and Communities [3rd edition]*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1996.
- [15] Behrenfeld, M. J., O'Malley, R. T., Siegel, D. a., McClain, C. R., Sarmiento, J. L., Feldman, G. C., Milligan, A. J., Falkowski, P. G., Letelier, R. M. and Boss, E. S.: Climate-driven trends in contemporary ocean productivity., *Nature*, Vol. 444 (2006), 752–5.
- [16] Benton, M. J.: Diversification and extinction in the history of life, *Science*, Vol. 268 (1995), 52 – 58.
- [17] Berlow, E. L., Neutel, A.-M., Cohen, J. E., De Ruiter, P. C., Ebenman, B., Emmerson, M., Fox, J. W., Jansen, V. A. A., Jones, J. I., Kokkoris, G. D., Logofet, D. O., McKane, A. J., Montoya, J. M. and Petchey, O.: Interaction strengths in food webs: issues and opportunities, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 73 (2004), 585–598.
- [18] Bertolo, A., Lacroix, G., Lescher-Moutoue, F. and Cardinal-Legrand, C.: Plankton dynamics in planktivore- and piscivore-dominated mesocosms, *Archiv für Hydrobiologie*, Vol. 147 (2000), 327–349.
- [19] Beschta, R. L. and Ripple, W. J.: Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States, *Biological Conservation*, Vol. 142 (2009), 2401–2414.
- [20] Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M., Rudolf, V. H. W., Schreiber, S. J., Urban, M. C. and Vasseur, D. a.: Why intraspecific trait variation matters in community ecology., 2011.
- [21] Borrvall, C., Ebenman, B. and Jonsson, T. J. T.: Biodiversity lessens the risk of cascading extinction in model food webs, *Ecology Letters*, Vol. 3 (2000), 131 – 136.
- [22] Brett, M. T. and Goldman, C. R.: A meta-analysis of the freshwater trophic cascade, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 93 (1996), 7723–7726.
- [23] Brett, M. T. and Goldman, C. R.: Consumer Versus Resource Control in Freshwater Pelagic Food Webs, *Science*, Vol. 275 (1997), 384–386.
- [24] Briand, F.: Environmental control of food web structure, *Ecology*, Vol. 64 (1983), 253 – 263.
- [25] Briand, F. and Cohen, J. E.: Community food webs have scale-invariant structure,

-
- Nature*, Vol. 307 (1984), 264 – 267.
- [26] Briand, F. and Cohen, J. E.: Environmental correlates of food chain length, *Science*, Vol. 238 (1987), 956–960.
 - [27] Brönmark, C. and Weisner, S. E. B.: Decoupling of cascading trophic interactions in a freshwater, benthic food chain, *Oecologia*, Vol. 108 (1996), 534–541.
 - [28] Buldyrev, S. V., Parshani, R., Paul, G., Stanley, H. E. and Havlin, S.: Catastrophic cascade of failures in interdependent networks., *Nature*, Vol. 464 (2010), 1025–1028.
 - [29] Caldarelli, G., Higgs, P. G. and McKane, A. J.: Modelling coevolution in multi-species communities, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 193 (1998), 345 – 358.
 - [30] Camacho, J., Guimerà, R. and Nunes Amaral, L. A.: Robust Patterns in Food Web Structure, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 88 (2002), 228102.
 - [31] Carter, P. E. and Rypstra, A. L.: Top-Down Effects in Soybean Agroecosystems: Spider Density Affects Herbivore Damage, *Oikos*, Vol. 72 (1995), 433–439.
 - [32] Case, T. J.: Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 87 (1990), 9610–9614.
 - [33] Cattin, M.-F., Bersier, L.-F., Banasek-Richter, C., Baltensperger, R. and Gabriel, J.-P.: Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure, *Nature*, Vol. 427 (2004), 835 – 839.
 - [34] Cohen, J. E.: Ratio of prey to predators in community food webs, *Nature*, Vol. 270 (1977), 165 – 167.
 - [35] Cohen, J. E.: *Food Webs and Niche Space*, Princeton University Press, Princeton, 1978.
 - [36] Cohen, J. E.: A stochastic theory of community food webs. VI. Heterogeneous alternatives to the cascade model, *Theoretical Population Biology*, Vol. 37 (1990), 55 – 90.
 - [37] Cohen, J. E., Beaver, R. A., Cousins, S. H., DeAngelis, D. L., Goldwasser, L., Heong, K. L., Holt, R. D., Kohn, A. J., Lawton, J. H., Martinez, N., O'Malley, R., Page, L. M., Patten, B. C., Pimm, S. L., Polis, G. A., Rejmanek, M., Schoener, T. W., Schoenly, K., Sprules, W. G., Teal, J. M., Ulanowicz, R. E., Warren, P. H., Wilbur, H. M. and Yodzis, P.: Improving Food Webs, *Ecology*, Vol. 74 (1993), 252–258.
 - [38] Cohen, J. E. and Briand, F.: Trophic links of community food webs, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 81 (1984), 4105–4109.

- [39] Cohen, J. E., Briand, F. and Newman, C. M.: A Stochastic Theory of Community Food Webs III. Predicted and Observed Lengths of Food Chains, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, Vol. 228 (1986), 317–353.
- [40] Cohen, J. E., Briand, R. and Newman, C. M.: *Community Food Webs: Data and Theory*, Springer-Verlag, New York, 1990.
- [41] Cohen, J. E. and Newman, C. M.: A Stochastic Theory of Community Food Webs: I. Models and Aggregated Data, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 224 (1985), 421 – 448.
- [42] Cohen, J. E. and Newman, C. M.: When will a large complex system be stable?, *Journal of theoretical biology*, Vol. 113 (1985), 153–156.
- [43] Cohen, J. E., Newman, C. M. and Briand, F.: A Stochastic Theory of Community Food Webs: II. Individual Webs, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 224 (1985), 449–461.
- [44] Cohen, J. E. and Palka, Z. J.: A Stochastic Theory of Community Food Webs. V. Intervality and Triangulation in the Trophic-Niche Overlap Graph, *The American Naturalist*, Vol. 135 (1990), 435–463.
- [45] Critchlow, J., Roger E. and Stearns, S. C.: The Structure of Food Webs, *The American Naturalist*, Vol. 120 (1982), 478–499.
- [46] Darwin, C. R., 八杉龍一 (訳): 種の起源 (上・下) , 岩波書店, 1990.
- [47] De Angelis, D. L.: Stability and Connectance in Food Web Models, *Ecology*, Vol. 56 (1975), 238–243.
- [48] De Angelis, D. L., Post, W. M. and Sugihara, G. eds.: *Current Trends in Food Web Theory: Report on a Food Web Workshop*, Oak Ridge National Laboratory, 1983.
- [49] Drake, J. A.: Communities as assembled structures: do rules govern patterns, *Trends Ecol. Evol.*, Vol. 5 (1990), 159 – 164.
- [50] Drake, J. A.: The mechanics of community assembly and succession, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 147 (1990), 213 – 233.
- [51] Drossel, B., Higgs, P. and McKane, A.: The influence of predator-prey population dynamics on the long-term evolution of food web structure, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 208 (2001), 91 – 107.
- [52] Dunne, J. A.: The network structure of food webs, in Pascual, M. and Dunne, J. A. eds., *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs.*, Oxford University Press, Oxford, 2006, 27 – 86.
- [53] Dunne, J. A. and Williams, R.: Cascading extinctions and community collapse in model food webs, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Vol. 364 (2009),

1711 – 1723.

- [54] Dunne, J. A., Williams, R. J. and Martinez, N. D.: Food-web structure and network theory: the role of connectance and size, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 99 (2002), 12917 – 12922.
- [55] Dunne, J. A., Williams, R. J. and Martinez, N. D.: Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance, *Ecology Letters*, Vol. 5 (2002), 558 – 567.
- [56] Dunne, J., Williams, R. and Martinez, N.: Network structure and robustness of marine food webs, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 273 (2004), 291–302.
- [57] Eklöf, A. and Ebenman, B.: Species loss and secondary extinctions in simple and complex model communities, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 75 (2006), 239–246.
- [58] Eldredge, N. and Gould, S.: Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in Schopf, T. J. M. ed., *Models in paleobiology*, Freeman Cooper and Company, San Francisco, 1972, 82 – 115.
- [59] Elton, C. S.: *Animal Ecology*, Sidgwick and Jackson, LTD. London, 1927.
- [60] Elton, C. S.: *The ecology of invasions by plants and animals*, Methuen, London, 1958.
- [61] Erdos, P. and Renyi, A.: On the evolution of random graphs, *Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci.*, Vol. 5 (1960), 17–61.
- [62] Estes, J. a., Terborgh, J., Brashares, J. S., Power, M. E., Berger, J., Bond, W. J., Carpenter, S. R., Essington, T. E., Holt, R. D., Jackson, J. B. C., Marquis, R. J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R. T., Pikitch, E. K., Ripple, W. J., Sandin, S. a., Scheffer, M., Schoener, T. W., Shurin, J. B., Sinclair, A. R. E., Soulé, M. E., Virtanen, R. and Wardle, D. a.: Trophic downgrading of planet Earth., *Science (New York, N.Y.)*, Vol. 333 (2011), 301–6.
- [63] Fath, B. D.: Network analysis applied to large-scale cyber-ecosystems, *Ecological Modeling*, Vol. 171 (2004), 329 – 337.
- [64] Fontaine, C., Guimarães, P. R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., Putten, van der W. H., Veen, van F. J. F. and Thébaud, E.: The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks., *Ecology letters*, Vol. 14 (2011), 1170–81.
- [65] Fox, J. W.: Current food web models cannot explain the overall topological structure of observed food webs, 2006.
- [66] Fukami, T.: Community assembly along a species pool gradient: implications for multi-scale patterns of species diversity, *Population Ecology*, Vol. 46 (2004), 137 –

- 147.
- [67] Gallopin, G. C.: Structural properties of food webs, in Patten, B. C. ed., *Systems analysis and simulation in ecology*, Vol. 2, Academic Press, New York, 1983, 241 – 282.
- [68] Gardner, M. R. and Ashby, W. R.: Connectance of Large Dynamic (Cybernetic) Systems: Critical Values for Stability, *Nature*, Vol. 228 (1970), 784.
- [69] Garlaschelli, D., Caldarelli, G. and Pietronero, L.: Universal scaling relations in food webs, *Nature*, Vol. 423 (2003), 165 – 168.
- [70] Gause, G.: *The struggle for existence*, Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.
- [71] Geng, X. M., Wen, G. H., Wan, S. C., Xiong, J. Y. and Wang, Y.: The emergence of scale-free networks with a seceding mechanism, *Physics A*, Vol. 388 (2009), 4484–4490.
- [72] Gilbert, A. J.: Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss, *Ecological Indicators*, Vol. 9 (2009), 72 – 80.
- [73] Gilpin, M. E.: Spiral Chaos in a Predator-Prey Model, *The American Naturalist*, Vol. 113 (1979), 306–308.
- [74] Gisiger, T.: Scale invariance in biology: coincidence or footprint of a universal mechanism?, *The Canadian Entomologist*, Vol. 76 (2001), 161–209.
- [75] Gould, S. and Eldredge, N.: Punctuated equilibrium comes of age, *Nature*, Vol. 366 (1993), 223 – 227.
- [76] Gray, A., Crawley, M. and Edwards, P.: *Colonization, Succession and Stability: The 26th Symposium of the British Ecological Society Held Jointly With the Linnean Society of London*, Blackwell Scientific, Oxford, 1987.
- [77] Haberl, H., Erb, K. H., Krausmann, F., Gaube, V., Bondeau, A., Plutzer, C., Gingrich, S., Lucht, W. and Fischer-Kowalski, M.: Quantifying and mapping the human appropriation of net primary production in earth's terrestrial ecosystems., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 104 (2007), 12942–7.
- [78] Hairston, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B.: Community Structure, Population Control, and Competition, *The American Naturalist*, Vol. 94 (1960), 421.
- [79] Han, X.-P. and Xie, Y.-B.: Time-cumulative scale-free networks without both growth and preferential attachment, *Physics A*, Vol. 381 (2007), 525 – 531.
- [80] Hang-Kwang, L. and Pimm, S. L.: The assembly of ecological communities: A minimalist approach, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 62 (1993), 749 – 765.
- [81] Hastings, A. and Powell, T.: Chaos in three species food chains, *Ecology*, Vol. 72

- (1991), 896 – 903.
- [82] Hawkins, B. A. and Lawton, J. H.: Species richness for parasitoids of British phytophagous insects, *Nature*, Vol. 326 (1987), 788 – 790.
 - [83] Hewitt, C. and Huxel, G.: Invasion success and community resistance in single and multiple species invasion models: do the models support the conclusions?, *Biological invasions*, Vol. 4 (2002), 263–271.
 - [84] Hofbauer, J. and Sigmund, K.: *The theory of evolution and dynamical systems. Mathematical aspects of selection*, Cambridge University Press, New York, 1988.
 - [85] Holling, C. S.: The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European Pine Sawfly, *The Canadian Entomologist*, Vol. 91 (1959), 293–320.
 - [86] Hrabar, P. T. and Milne, B. T.: Community assembly in a model ecosystem, *Ecological Modelling*, Vol. 103 (1997), 267 – 285.
 - [87] Hubbell, S. P.: *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*, Princeton University Press, Princeton, 2001.
 - [88] Hutchinson, G. E.: Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals?, *The American Naturalist*, Vol. 93 (1959), 145–159.
 - [89] Ideker, T., Thorsson, V., Ranish, J. a., Christmas, R., Buhler, J., Eng, J. K., Bumgarner, R., Goodlett, D. R., Aebersold, R. and Hood, L.: Integrated genomic and proteomic analyses of a systematically perturbed metabolic network., *Science (New York, N.Y.)*, Vol. 292 (2001), 929–34.
 - [90] Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J. I., Lauridsen, R. B., Ledger, M. E., Lewis, H. M., Olesen, J. M., Veen, van F. J. F., Warren, P. H. and Woodward, G.: Ecological networks—beyond food webs., 2009.
 - [91] Jacob, U.: Trophic Dynamics of Antarctic Shelf Ecosystems, Food Webs and Energy Flow Budgets, *University of Bremen, Thesis*, (2005).
 - [92] Jeffries, M. J. and Lawton, J. H.: Predator-prey ratios in communities of freshwater invertebrates: the role of enemy free space, *Freshwater Biology*, Vol. 15 (1985), 105–112.
 - [93] J.Lotka, A.: *Elements of Physical Biology*, Williams and Wilkins Company, 1925.
 - [94] Jonsson, T., Karlsson, P. and Jonsson, A.: Food web structure affects the extinction risk of species in ecological communities, *Ecological Modelling*, Vol. 199 (2006), 93 – 106.
 - [95] Jordán, F., Scheuring, I. and Vida, G.: Species Positions and Extinction Dynamics

- in Simple Food Webs, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 215 (2002), 441 – 448.
- [96] Kauffman, S. A.: *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*, Oxford University Press, 1993.
- [97] Kauffman, S. A. and Johnsen, S.: Coevolution to the edge of chaos: coupled fitness landscapes, poised states, and coevolutionary avalanches, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 149 (1991), 467 – 505.
- [98] Keitt, T. H. and Marquet, P. A.: The introduced Hawaiian avifauna reconsidered: evidence for self-organized criticality?, *Journal of theoretical biology*, Vol. 182 (1996), 161–167.
- [99] Keller, E. F.: Revisiting “scale-free” networks, *BioEssays*, Vol. 27 (2005), 1060–1068.
- [100] Kingsland, S. E. ed.: *Modeling Nature: Episodes in the History of Population Ecology*, University of Chicago Press, Chicago, 1985.
- [101] Kondoh, M. and Ninomiya, K.: Food-chain length and adaptive foraging, *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 276 (2009), 3113–3121.
- [102] 近藤倫生：食物網の複雑性と柔軟性、個体群の安定性について, 日本生態学会誌, Vol. 55 (2005), 249 – 261.
- [103] Kramer, M., Vandewalle, N. and Ausloos, M.: Speciations and extinctions in a self-organizing critical model of tree-like evolution, *Journal de Physique I France*, Vol. 6 (1996), 599–606.
- [104] Kulkarni, R., Almaas, E. and Stroud, D.: Evolutionary dynamics in the Bak-Sneppen model on small-world networks, *Arxiv preprint cond-mat/9905066*, (1999).
- [105] Lässig, M., Bastolla, U., Manrubia, S. C. and Valleriani, A.: Shape of ecological networks, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 86 (2001), 4418 – 4421.
- [106] Law, R. and Morton, R. D.: Permanence and the assembly of ecological communities, *Ecology*, Vol. 77 (1996), 762 – 775.
- [107] Lawton, J. and Warren, P.: Static and dynamic explanations for patterns in food webs., *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 3 (1988), 242–245.
- [108] Levins, R.: The qualitative analysis of partially specified systems, *Annals of the New York Academy of Sciences*, Vol. 231 (1974), 123–138.
- [109] Levins, R.: Evolution in communities near equilibrium, in Cody, M. L. and Diamond, J. M. eds., *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism*, Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 1975, 16–50.
- [110] Lindeman, R. L.: The trophic-dynamic aspect of ecology, *Ecology*, Vol. 23 (1942), 399 – 418.

-
- [111] Link, J., et al.: Does food web theory work for marine ecosystems?, *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 230 (2002).
 - [112] Lockwood, J. L., Powell, R. D., Nott, M. P. and Pimm, S. L.: Assembling Ecological Communities in Time and Space, *Oikos*, Vol. 80 (1997), 549–553.
 - [113] Lockwood, J. L. and Samuels, C. L.: Assembly models and the practice of restoration, in Temperton, V., Hobbs, R., Nuttle, T. and Halle, S. eds., *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*, Island Press, Washington, 1 edition, 2004, 55–70.
 - [114] Loeuille, N. and Loreau, M.: Evolutionary emergence of size structured food webs, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 102 (2005), 5761 – 5766.
 - [115] Logofet, D. O.: *Matrices and graphs: stability problems in mathematical ecology*, CRC press, Boca Raton, 1993.
 - [116] Lotka, A. J.: Analytical Note on Certain Rhythmic Relations in Organic Systems, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 6 (1920), 410–415.
 - [117] MacArthur, R. H. and Wilson, E. O.: *The theory of island biogeography*, Princeton University Press, Princeton, 1967.
 - [118] Maclean, I. M. D. and Wilson, R. J.: Recent ecological responses to climate change support predictions of high extinction risk., *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 108 (2011), 12337–42.
 - [119] Martinez, N. D.: Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web, *Ecological Monographs*, Vol. 61 (1991), 367 – 392.
 - [120] Martinez, N. D.: Constant connectance in community food webs, *The American Naturalist*, Vol. 139 (1992), 5761–5766.
 - [121] Matsuno, K. and Ono, N.: How Many Trophic Levels Are There?, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 180 (1996), 105 – 109.
 - [122] May, R.: *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, Princeton, 1 edition, 1973.
 - [123] May, R.: *Stability and Complexity in Model Ecosystems*, Princeton University Press, Princeton, 2 edition, 1974.
 - [124] May, R.: Unanswered questions in ecology., *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, Vol. 354 (1999), 1951.
 - [125] May, R.: *Stability and Complexity in Model Ecosystems: Princeton Landmarks in Biology*, Princeton University Press, Princeton, 2001.

- [126] May, R. M.: Will a large complex system be stable?, *Nature*, Vol. 238 (1972), 413 – 414.
- [127] May, R. M.: Stability in Randomly Fluctuating Versus Deterministic Environments, *The American Naturalist*, Vol. 107 (1973), 621–650.
- [128] May, R. M.: Ecology: The structure of food webs, *Nature*, Vol. 301 (1983), 566–568.
- [129] May, R. M.: Food-web assembly and collapse: mathematical models and implications for conservation, *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, Vol. 364 (2009).
- [130] May, R. M. and Leonard, W. J.: Nonlinear aspects of competition between three species, *SIAM J. Appl. Math.*, Vol. 29 (1975).
- [131] McCann, K. S.: The diversity-stability debate, *Nature*, Vol. 405 (2000), 228 – 233.
- [132] McKane, A. J.: Evolving complex food webs, *The European Physical Journal B*, Vol. 38 (2004).
- [133] Memmott, J., Waser, N. M. and Price, M. V.: Tolerance of pollination networks to species extinctions, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, Vol. 271 (2004), 2605–2611.
- [134] Mikola, J. and Setälä, H.: No evidence of trophic cascades in an experimental microbial-based soil food web, *Ecology*, Vol. 79 (1998), 153–164.
- [135] Mitchell, J. S., Roopnarine, P. D. and Angielczyk, K. D.: Late Cretaceous restructuring of terrestrial communities facilitated the end-Cretaceous mass extinction in North America, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, (2012), 1202196109–.
- [136] Montoya, J. M., Pimm, S. L. and Sole, R. V.: Ecological networks and their fragility, *Nature*, Vol. 442 (2006), 259 – 264.
- [137] Montoya, J. M. and Solé, R. V.: Small world patterns in food webs, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 214 (2002), 405 – 412.
- [138] Montoya, J. M. and Solé, R. V.: Topological properties of food webs: from real data to community assembly models, 2003.
- [139] Moreno, Y. and Vázquez, A.: The Bak-Sneppen model on scale-free networks, *Europhysics Letters*, Vol. 57 (2002), 765–771.
- [140] Morin, P. J.: *Community Ecology*, Blackwell Science, Malden, 1999.
- [141] Morton, R. D. and Law, R.: Regional Species Pools and the Assembly of Local Ecological Communities, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 187 (1997), 321 – 331.
- [142] Morton, R. D., Law, R., Pimm, S. L. and Drake, J. A.: On Models for Assembling Ecological Communities, *Oikos*, Vol. 75 (1996), 493–499.

-
- [143] Mougi, a. and Kondoh, M.: Diversity of Interaction Types and Ecological Community Stability, *Science*, Vol. 337 (2012), 349–351.
 - [144] Murdoch, W. W.: "Community Structure, Population Control, and Competition"-A Critique, *The American Naturalist*, Vol. 100 (1966), 219–226.
 - [145] 中里研一, 有田隆也 : 結合適応度地形による動的なネットワーク, 情報処理学会論文誌, Vol. 47 (2006), 786–794.
 - [146] Newman, C. M. and Cohen, J. E.: A Stochastic Theory of Community Food Webs IV: Theory of Food Chain Lengths in Large Webs, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 228 (1986), 355–377.
 - [147] Newman, M. E. J.: A Model of Mass Extinction, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 189 (1997), 235 – 252.
 - [148] Newman, M. E. J. and Palmer, R. G.: *Modeling Extinction*, Oxford University Press, 2003.
 - [149] Newman, M. E. J. and Sibani, P.: Extinction, diversity and survivorship of taxa in the fossil record, *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 266 (1999), 1593 – 1599.
 - [150] Newman, M. E. J. and Sneppen, K.: Avalanches, scaling, and coherent noise, *Phys. Rev. E*, Vol. 54 (1996), 6226–6231.
 - [151] Nunes Amaral, L. A. and Meyer, M.: Environmental Changes, Coextinction, and Patterns in the Fossil Record, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 82 (1999), 652–655.
 - [152] Nunney, L.: The Stability of Complex Model Ecosystems, *The American Naturalist*, Vol. 115 (1980), 639–649.
 - [153] 中島久男 : モデル生態系における安定性および周期性, 物性研究, Vol. 29 (1978), 245 – 265.
 - [154] Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R. and Kitchell, J. F.: Trophic cascades revealed in diverse ecosystems, *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 14 (1999), 483 – 488.
 - [155] Paczuski, M., Maslov, S. and Bak, P.: Avalanche dynamics in evolution, growth, and depinning models, *Phys. Rev. E*, Vol. 53 (1996), 414–443.
 - [156] Pawar, S. S.: *Community assembly, stability and food web structure*, PhD thesis, University of Texas at Austin, 2009.
 - [157] Pekalski, A., Szwabiński, J., Bena, I. and Droz, M.: Extinction risk and structure of a food web model, *Phys. Rev. E*, Vol. 77 (2008), 031917.
 - [158] Petchey, O. L., Eklöf, A., Borrvall, C. and Ebenman, B.: Trophically Unique Species Are Vulnerable to Cascading Extinction, *The American Naturalist*, Vol. 171 (2008), 568–579.

- [159] Pimm, S.: The complexity and stability of ecosystems, *Nature*, Vol. 307 (1984), 321–326.
- [160] Pimm, S. L.: Complexity and Stability: Another Look at MacArthur's Original Hypothesis, *Oikos*, Vol. 33 (1979), 351–357.
- [161] Pimm, S. L.: Food Web Design and the Effect of Species Deletion, *Oikos*, Vol. 35 (1980), 139–149.
- [162] Pimm, S. L.: *Food Webs*, Chapman and Hall, 1982.
- [163] Pimm, S. L. and Lawton, J. H.: Number of trophic levels in ecological communities, *Nature*, Vol. 268 (1977), 329 – 331.
- [164] Pimm, S. L. and Lawton, J. H.: On feeding on more than one trophic level, *Nature*, Vol. 275 (1978), 542 – 544.
- [165] Pimm, S. L. and Lawton, J. H.: Are food webs divided into compartments?, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 49 (1980), 879–898.
- [166] Pimm, S. L. and Rice, J. C.: The dynamics of multispecies, multi-life-stage models of aquatic food webs, *Theoretical Population Biology*, Vol. 32 (1987), 303 – 325.
- [167] Polis, G. A.: Complex Trophic Interactions in Deserts: An Empirical Critique of Food-Web Theory, *The American Naturalist*, Vol. 138 (1991), 123 – 155.
- [168] Polis, G. A.: Why Are Parts of the World Green? Multiple Factors Control Productivity and the Distribution of Biomass, *Oikos*, Vol. 86 (1999), 3–15.
- [169] Polis, G. A. and Strong, D. R.: Food web complexity and community dynamics, *The American Naturalist*, Vol. 147 (1996), 812–846.
- [170] Post, D. M., Pace, M. L. and Hairston, N.: Ecosystem size determines food-chain length in lakes, *Nature*, Vol. 405 (2000), 1047–1049.
- [171] Post, W. M. and Pimm, S. L.: Community assembly and food web stability, *Mathematical Biosciences*, Vol. 64 (1983), 169 – 192.
- [172] Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., Daily, G., Castilla, J. C., Lubchenco, J. and Paine, R. T.: Challenges in the Quest for Keystones, *BioScience*, Vol. 46 (1996), 609–620.
- [173] Proulx, S., Promislow, D. and Phillips, P.: Network thinking in ecology and evolution, *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 20 (2005), 345–353.
- [174] Raup, D. M.: The role of extinction in evolution, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 91 (1994), 6758 – 6763.
- [175] Ricklefs, R. E.: Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes, *Science*, Vol. 235 (1987), 167–171.
- [176] Ricklefs, R. E. and Schluter, D.: Species diversity: regional and historical influences,

-
- in Ricklefs, R. E. and Schluter, D. eds., *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, University Of Chicago Press, Chicago, 1 edition, 1993, 350–363.
- [177] Roberts, B. W. and Newman, M. E. J.: A Model for Evolution and Extinction, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 180 (1996), 39 – 54.
 - [178] Rosenzweig, M. L. and MacArthur, R. H.: Graphical Representation and Stability Conditions of Predator-Prey Interactions, *The American Naturalist*, Vol. 97 (1963), 209–223.
 - [179] Schoener, T. W.: Food Webs From the Small to the Large: The Robert H. MacArthur Award Lecture, *Ecology*, Vol. 70 (1989), 1559–1589.
 - [180] Schoenly, K., Beaver, R. A. and Heumier, T. A.: On the Trophic Relations of Insects: A Food-Web Approach, *The American Naturalist*, Vol. 137 (1991), 597–638.
 - [181] Scudo, F. M., Ziegler, J. R., Volterra, V., Kostitzin, V. A., Lotka, A. J. and Kolmogorov, A. N.: *The Golden age of theoretical ecology: 1923-1940*, Springer-Verlag, Berlin, 1978.
 - [182] Sepkos, J. J.: A compendium of fossil marine animal families, 2nd edition, *Milwaukee Public Museum Contributions to Biology and Geology*, Vol. 83 (1992), 1 – 156.
 - [183] Slanina, F. and Kotrla, M.: Extremal Dynamics Model on Evolving Networks, *Phys. Rev. Lett.*, Vol. 83 (1999), 5587–5590.
 - [184] Solé, R. V. and Bascompte, J.: Are Critical Phenomena Relevant to Large-Scale Evolution?, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, Vol. 263 (1996), 161–168.
 - [185] Solé, R. V., Bascompte, J. and Manrubia, S. C.: Extinction: Bad Genes or Weak Chaos?, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, Vol. 263 (1996), 1407–1413.
 - [186] Solé, R. V. and Manrubia, S. C.: Extinction and self-organized criticality in a model of large-scale evolution, *Phys. Rev. E*, Vol. 54 (1996), R42–R45.
 - [187] Solé, R. V., Manrubia, S. C., Benton, M. and Bak, P.: Self-similarity of extinction statistics in the fossil record, *Nature*, Vol. 388 (1997), 764 – 767.
 - [188] Solé, R. V. and Montoya, M.: Complexity and fragility in ecological networks, *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol. 268 (2001), 2039 – 2045.
 - [189] Sprules, W. G. and Bowerman, J. E.: Omnivory and Food Chain Length in Zooplankton Food Webs, *Ecology*, Vol. 69 (1988), 418–426.

- [190] Srinivasan, U. T., Dunne, J. A., Harte, J. and Martinez, N. D.: Response of complex food webs to realistic extinction sequences, *Ecology*, Vol. 88 (2007), 671–682.
- [191] Stiling, P. D.: *Ecology: Theories and Applications*, Prentice Hall International, London, 1996.
- [192] Stouffer, D. B., Camacho, J., Guimera, R., Ng, C. A. and Amaral, L. A. N.: Quantitative patterns in the structure of model and empirical food webs, *Ecology*, Vol. 86 (2005), 1301 – 1311.
- [193] Sugihara, G.: Holes in niche space: a derived assembly rule and its relation to intervality, in Angelis, D. L. D., Post, W. M. and Sugihara, G. eds., *Current Trends in Food Web Theory*, Oak Ridge National Laboratory, 1983, 25 – 35.
- [194] Sugihara, G.: *Niche hierarchy: structure assembly and organization in natural communities*, PhD thesis, Princeton University, 1983.
- [195] Sugihara, G.: Graph theory, homology and food webs, in Levin, S. A. ed., *Proceedings of Symposia in Applied Mathematics*, 1984.
- [196] Szwabiński, J. and Pekalski, A.: Stability of a model food web, *Phys. Rev. E*, Vol. 79 (2009), 021915.
- [197] Tansley, A. G.: The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms, *Ecology*, Vol. 16 (1935), 284–307.
- [198] 寺本英：生態系の状態図, 生物物理, Vol. 34 (1994), 233 – 237.
- [199] Terborgh, J.: The Big Things that Run The World-A Sequel to E. O. Wilson, *Conservation Biology*, Vol. 2 (1988), 402–403.
- [200] Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M. and Shurin, J. B.: Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs, *Ecology*, Vol. 88 (2007), 3.
- [201] Vance, R. R.: Predation and Resource Partitioning in One Predator – Two Prey Model Communities, *The American Naturalist*, Vol. 112 (1978), 797–813.
- [202] Volterra, V.: Variazioni e fluttuazioni del numero d’individui in specie animali conviventi, *Memorie della R. Accademia Nazionale del Lincei*, Vol. 6 (1926), 31 – 113.
- [203] Watts, D. J. and Strogatz, S. H.: Collective dynamics of ‘small-world’ networks, *Nature*, Vol. 393 (1998), 440 – 442.
- [204] White, T. C. R.: *The inadequate environment: nitrogen and the abundance of animals*, Springer-Verlag, Berlin, 1993.
- [205] Wilke, C. and Martinetz, T.: Simple model of evolution with variable system size, *Phys. Rev. E*, Vol. 56 (1997), 7128–7131.
- [206] Williams, R. J.: El Verde Food Web, Image produced with FoodWeb3D, written

-
- by R.J. Williams and provided by the Pacific Ecoinformatics and Computational Ecology Lab (www.foodwebs.org, Yoon et al.), 2004.
- [207] Williams, R. J., Berlow, E. L., Dunne, J. A., Barabási, A.-L. and Martinez, N. D.: Two degrees of separation in complex food webs, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 99 (2002), 913 – 916.
 - [208] Williams, R. J. and Martinez, D.: Limits to Trophic Levels and Omnivory in Complex Food Webs, *Am. Nat.*, Vol. 163 (2004), 3.
 - [209] Williams, R. J. and Martinez, N. D.: Simple rules yield complex food webs, *Nature*, Vol. 404 (2000), 180 – 183.
 - [210] Williams, R. J. and Martinez, N. D.: Success and its limits among structural models of complex food webs, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 77 (2008), 512 – 519.
 - [211] Winemiller, K. O.: Must Connectance Decrease with Species Richness?, *The American Naturalist*, Vol. 134 (1989), 960–968.
 - [212] Yodzis, P.: The connectance of real ecosystems, *Nature*, Vol. 284 (1980), 544 – 545.
 - [213] Yodzis, P.: The stability of real ecosystems, *Nature*, Vol. 289 (1981), 674 – 676.
 - [214] Yodzis, P.: The structure of assembled communities, *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 92 (1981), 103 – 117.
 - [215] Yodzis, P.: The Compartmentation of Real and Assembled Ecosystems, *The American Naturalist*, Vol. 120 (1982), 551–570.
 - [216] Yodzis, P.: Energy flow and the vertical structure of real ecosystems, *Oecologia*, Vol. 65 (1984), 86–88.
 - [217] Yodzis, P.: How Rare is Omnivory?, *Ecology*, Vol. 65 (1984), 321–323.
 - [218] Yodzis, P.: The structure of assembled communities. II., *Journal of Theoretical Biology*, Vol. 107 (1984), 116–126.
 - [219] Yodzis, P.: The Indeterminacy of Ecological Interactions as Perceived Through Perturbation Experiments, *Ecology*, Vol. 69 (1988), 508–515.
 - [220] YODZIS, P.: Local trophodynamics and the interaction of marine mammals and fisheries in the Benguela ecosystem, *Journal of Animal Ecology*, Vol. 67 (1998), 635–658.
 - [221] 佐藤矩行, 馬渡峻輔, 石川統, 長谷川政美, 西田治文, 大野照文, 柁原宏, 川上紳一 : マクロ進化と全生物の系統分類, シリーズ進化学, 岩波書店, 2004.
 - [222] 佐藤宏明, 山本智子, 安田弘法 : 群集生態学の現在, 2001.
 - [223] 大串隆之, 近藤倫生, 難波利幸 : 生物間ネットワークを紐とく, 京都大学学術出版会, 2009.

関連発表論文

学術雑誌

- Hirofumi Ochiai, Reiji Suzuki and Takaya Arita
The effects of the trophic level on the stability of food webs
Artificial Life and Robotics, Vol. 14 (2009), 379–383.
- 落合洋文, 鈴木麗璽, 有田隆也
栄養段階の制約に基づく食物網の進化に関する構成論的モデル
コンピュータ ソフトウェア, Vol. 28 (2011), 34–42.
- Hirofumi Ochiai, Reiji Suzuki and Takaya Arita
Self-organizing stability of the food web that emerges from the evolution of restrictions on speciation
Artificial Life and Robotics, Vol. 16 (2012), 523–525.

口頭発表

a. 査読付き国際会議

- Hirofumi Ochiai, Reiji Suzuki and Takaya Arita
The effects of the trophic level on the stability of food webs
Proceedings of the 14th International Symposium on Artificial Life and Robotics, 2009, 73–76.
- Hirofumi Ochiai, Reiji Suzuki and Takaya Arita
Self-organizing stability of the food web that emerges from the evolution of restrictions on speciation
Proceedings of the 16th International Symposium on Artificial Life and Robotics, 2012, 73–76.
(計測自動制御学会人工生命体システム部会 Student Paper Award 受賞)

b. 査読付き国内シンポジウム

- 落合洋文，鈴木麗璽，有田隆也
栄養段階から生じる制約が食物網のトポロジーや挙動に及ぼす影響
ネットワークが創発する知能研究会予稿集，発表番号 16 (2009).

c. 国内学会

- Hirofumi Ochiai, Reiji Suzuki and Takaya Arita
The effects of trophic structure on the topology and behaviors of food webs
第 19 回日本数理生物学会講演要旨集, 2009, 186.